WACHSTUM UND STICKSTOFFVERHÄLTNISSE BEI JUNGEN MAISPFLANZEN UNTER UNTERSCHIEDLICHEN ÖKOPHYSIOLOGISCHEN BEDINGUNGEN

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

GÜNTER STROBELT

aus

JÜLICH

BONN 1976

WACHSTUM UND STICKSTOFFVERHÄLTNISSE BEI JUNGEN MAISPFLANZEN UNTER UNTERSCHIEDLICHEN ÖKOPHYSIOLOGISCHEN BEDINGUNGEN

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem.-Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

GÜNTER STROBELT

aus

JÜLICH

BONN 1976

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-
Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn.

Referent : Prof. Dr. W. Kausch
Korreferent: Prof. Dr. W. Gottschalk

Tag der mündlichen Prüfung: 21.7.1976

Aus dem Institut für Landwirtschaftliche Botanik
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn
Leiter: Prof. Dr. W. Franke

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Druck: Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität
B o n n

Übersicht

	Seite
A. EINLEITUNG	5
B. MATERIAL UND METHODEN	8
I. Versuchsplanung, -anlage und -umfang	8
II. Versuchsmaterial	9
III. Experimentelle Versuchsbedingungen	14
1. Substrat	14
2. Standort und klimatische Verhältnisse	19
IV. Auswertung	21
1. Morphologische Bestimmungen	21
2. Analyse	21
3. Photosynthese- und Atmungsmessungen	30
4. Statistische Auswertung	32
C. ERGEBNISSE	
I. Wachstum und Stickstofffraktionen bei unterschiedlichen Lichtintensitäten	35
1. Methodisches	35
2. Gesamtstickstoffgehalt	35
3. Pigmentgehalt des Sprosses	38
4. Wachstum	41
5. Zusammenfassung zu I	45
II. Wachstum und Stickstofffraktionen bei unterschiedlichem Stickstoffangebot in der Nährlösung	47
1. Methodisches	47
2. Wachstum	52
3. Photosynthese- und Atmungswerte	62

Seite

4. Pigmentgehalt des Sprosses 65
5. Stickstofffraktionen 71
   a) Gesamtstickstoffgehalt 71
   b) Lösliche Stickstoffverbindungen 80
   c) Protein- Nucleinsäurenstickstoff 89
6. Zusammenfassung zu II 100

III. Einfluß des Endosperms auf Wachstum und Stickstofffraktionen bei unterschiedlichem Stickstoffangebot in der Nährlösung 108

1. Methodisches 108
2. Wachstum 109
3. Photosynthese- und Atmungswerte 115
4. Pigmentgehalt des Sprosses 117
5. Stickstofffraktionen 122
6. Zusammenfassung zu III 142

IV. Einfluß der Art des Substrates (Struktur) auf Wachstum und Stickstofffraktionen 143

1. Methodisches 143
2. Beeinflussung durch unterschiedliche Stickstoffangebote 144
3. Beeinflussung durch Entfernung des Endosperms 145
4. Zusammenfassung zu IV 146

D. DISKUSSION 147

E. ZUSAMMENFASSUNG - SUMMARY 162

F. LITERATURVERZEICHNIS 173

Die Übersicht über die in dieser Arbeit verwendeten Abkürzungen und Zeichen findet sich auf dem Faltblatt am Ende der Arbeit.

A. EINLEITUNG

Am natürlichen Standort ist jede Pflanze ein Glied der Biosphäre und steht mit ihrer Umgebung in einem komplizierten Gleichgewicht. Die genetische Information des jeweiligen Individuums legt eine "Reaktionsbreite der Ontogenese" fest. Der tatsächliche Ablauf dieser Ontogenese innerhalb der Reaktionsnorm wird durch modifizierende Außenfaktoren bestimmt. Eine moderne Autökologie muß zu ergründen versuchen, wo und wie die Umweltfaktoren und die endogenen Faktoren sich komplex gegenseitig beeinflussen. Die Pflanze wird so lange "normal" beim Wachstum und beim Stoffwechsel reagieren, wie jeder der vielen Umweltfaktoren in ausreichendem oder optimalem Maße angeboten werden. Wenn jedoch die Temperatur, das Licht, die Feuchtigkeit, das Nährstoffangebot oder eine andere Umweltbedingung nur im Minimum zur Verfügung stehen, wird die Pflanze auf verschiedene Weise diesen Streß einer anormalen Situation beantworten.

Das Wachstum ist das Nettoresultat eines komplizierten Gleichgewichtes zahlreicher anabolischer und katabolischer Reaktionen, wobei die Umwandlung von Energie eine Voraussetzung des Stoffwechsels ist. Die beiden fundamentalen, metabolischen Vorgänge der Photosynthese und der Atmung beeinflussen in besonderem Maße das Pflanzenwachstum.

Die typische, grüne Pflanze ist in der überwiegenden Zahl analog der CO_2-Assimilation auch in bezug auf die Assimilation des Stickstoffes autotroph. Sie vermag aus anorganischen Stickstoffverbindungen alle stickstoffhaltigen, lebensnotwendigen Stoffe (Aminosäuren, Proteine, und Nucleinsäuren) selbst aufzubauen.

Der offene Charakter der Pflanzen, ihr Wachstum in den Vegetationspunkten bei gleichzeitigem Altern und Absterben früher gebildeter Organe bedingt eine ständige Translokation von Stickstoffverbindungen. Dem Samen werden beim Keimlingswachstum stickstoffhaltige Substanzen entzogen und an die Orte des Wachstums verlagert. Sproß- und Wurzelspitzen, sowie andere meristematische Gewebe in jüngeren Organen stellen besondere

"Attraktionszentren" (physiologische "sinks") solcher Translokationen dar.

Die Assimilation des von außen aufgenommenen anorganischen Stickstoffes (NO_3-Ionen werden zu NH_3 reduziert) findet hauptsächlich mit Hilfe der Atmungsenergie in den Wurzeln statt. Organisch gebundener Stickstoff gelangt dann an die Orte des Bedarfes. Wenn in den Blättern mit Hilfe der Energie aus der Photosynthese Nitratreduktion stattfindet (BURSTRÖM 1942), wandern auch aus den Blättern stickstoffhaltige Verbindungen aus. Dabei ergeben sich dynamische Stoffverlagerungen zwischen Sproß- und Wurzelsystem, weil der Transport organischer Stickstoffverbindungen meist von der Wurzel zum Attraktionszentrum hin erfolgt (MOTHES 1958).

Eine direkte Wirkung eines Außenfaktors ist nur schwer von den mannigfachen, indirekten Einflüssen zu trennen, die sich über den Stoffwechsel, über zellphysiologische Reaktionen und über die Aktivierung oder Inaktivierung von Fermenten auf die genetisch fixierte Ausprägung der Pflanze auswirken. Da aber stickstoffhaltige Verbindungen in der pflanzlichen Zelle im besonderen Maße steuernd wirken, wird eine unterschiedliche Stickstoffversorgung nachhaltig das Wachstum und den Stoffwechsel beeinflussen. Stickstoffmangel im Substrat wirkt sich beträchtlich auf das Wachstum und die Stoffproduktion grüner Pflanzen aus (Weizen, BAUMEISTER 1957 und Mais, unveröffentlichte Examensarbeiten ERNST 1968, BUTTGEREIT 1973, G. STROBELT 1973, K. STROBELT 1974).

Die Stickstoffverhältnisse in der Pflanze können durch die drei Fraktionen der anorganischen, der niedermolekularen organischen und der makromolekularen organischen Stickstoffverbindungen charakterisiert werden. Dem Vorrat (pool) an niedermolekularen stickstoffhaltigen Verbindungen kommt dabei die größte Bedeutung zu, da in dieser Form der Stickstoff ohne Schadwirkung transportiert und in der Pflanze gespeichert werden kann. Zahlreiche Faktoren beeinflussen deshalb besonders den Gehalt an

Aminosäuren, Säureamiden, Aminen und Nukleotiden (GREENWOOD et al 1965, MENGEL und HELAL 1970).

Die Aufnahme und Fixierung der Energie im Prozeß der Photosynthese hängt neben anderen Faktoren in besonderem Maße von der angebotenen Strahlungsenergie ab. (Zusammenfassende Darstellung der Literatur bei NÜRNBERGK 1961 und bei KLESCHNIN 1960.) Eine Reihe von Autoren (unter anderen: SCHARPER u.SCHROPP 1934, AHBERG 1943, NOMOTA und Mit. 1963 und BARBAT und PUJA 1957) konnten zeigen, daß die Trockensubstanzproduktion von Pflanzen durch die Lichtintensität beeinflußt wird. Ebenso wird von Veränderungen des Farbstoffgehaltes (qualitativ und quantitativ) während der Anzucht unter verschiedenen Lichtintensitäten berichtet (WILLSTÄTTER u.STOLL 1913, STROTT 1938, MUNDING 1952, SEYBOLD 1941, HAGER 1957, GRAHL 1972).

In der vorliegenden Arbeit soll untersucht werden, wie junge Maispflanzen sich durch die Variation der Außenfaktoren Stickstoffangebot und Lichtintensität unterschiedlich entwickeln. Um die Reaktion in der Auswirkung und dem Ansatzpunkt auf anormale Streßsituationen zu ergründen, bedarf es neben der genauen Bestimmung von morphologischen Wachstumsgrößen zahlreicher chemisch-analytischer Untersuchungsmethoden. Durch die Fraktionierung des Pflanzenmaterials wird die Bestimmung der anorganischen sowie der nieder- und hochmolekularen organischen Stickstoffverbindungen ermöglicht. Da die Trockensubstanz vom Sproß- und vom Wurzelsystem nebeneinander analysiert werden, können auf Grund der erzielten Ergebnisse Aussagen über die Synthese und über die Translokationen der stickstoffhaltigen Verbindungen in der Pflanze gemacht werden.

Nach 10tägigem Stickstoffmangel in der Nährlösung zeigte sich jedoch kein typischer Stickstoffkümmerwuchs, wie ihn HOFFER und KRANTZ (1949) beschrieben. Das läßt vermuten, daß bei diesem kurzzeitigen Wachstum die Keimpflanze neben der Zufuhr durch die Wurzel, den Stickstoffbedarf durch die Speicherstoffe des Endosperms decken kann.

Durch die experimentelle Entfernung des Endosperms wird versucht, den Außenfaktor Stickstoffangebot unmittelbarer auf die junge Maispflanze einwirken zu lassen. Außerdem läßt sich die Auswirkung des Endosperms als beeinflussender Faktor ergründen. In Folge der angewendeten Anzuchtbedingungen kann ebenso der Einfluß der Substratart als veränderbare ökophysiologische Bedingung untersucht werden.

B. MATERIAL UND METHODEN

I. Versuchsplanung, -anlage und -umfang

Die Beeinflussung der Wachstumsprozesse durch die verschiedenen, experimentell veränderlichen Umwelteinflüsse wurde durch zahlreiche Meßgrößen (Länge, Fläche u.a.) ermittelt. Die Auswirkungen der Faktoren: Lichtintensität und Stickstoffversorgung im Substrat, sind in einleitenden Versuchen bearbeitet worden.

Anzahl der Versuche	Lichtintensität (10^3 erg/cm^2·sec)	Anzahl der Versuchspflanzen
3	1,93 3,22 31,1	je 8 Pflanzen

Anzahl der Versuche	Stickstoffangebot	Anzahl der Versuchspflanzen
5	Vollnährlösung Stickstoffmangelnährlösung	je 8 Pflanzen

Um gezielte Aussagen über die Beeinflussung durch veränderte Stickstoffzufuhren machen zu können, wurde in Vorversuchen die experimentelle Entfernung des Endosperms vom Maiskeimling zu

einer anwendbaren und für die Versuchsreihen reproduzierbaren Methode entwickelt.

Es wurde getestet, ob die beobachteten, morphologischen Veränderungen nur auf die Stickstoffkomponente im Nährsubstrat zurückzuführen sind, und welcher Stickstoffgehalt in der Nährlösung zur Erstellung von "Dosis-Wirkungskurven" geeignet erscheint.

Anzahl der Versuche	Stickstoff-angebot	Endosperm	Anzahl der Versuchspflanzen
5	20% Stickstoff 100% " 180% " 260% "	jeweils: mit ohne Endosperm	je 6 Versuchs-pflanzen

(100% N = Hoagland - Vollnährlösung)

In den Versuchen wurden als Substrat Vermiculit und in der Wiederholung eine Wasserkultur benutzt.

Die Auswirkungen des unterschiedlichen Nährmediums erlaubten weitere Aussagen über die Beeinflussung von Wachstum und Stickstoffstoffwechsel, da das gesamte Pflanzenmaterial dieser Versuchsreihen zur Fraktionierung und Analyse (3 parallele Analysen) verwendet wurde. Außerdem wurden die Atmungsintensität der Wurzeln sowie die Photosyntheserate des Sprosses erarbeitet.

II. Versuchsmaterial

Zea mays L.

Auf Grund früher erzielter Versuchsergebnisse (KAUSCH 1966, DILLER 1972, unveröffentlichte Staatsexamensarbeiten BUTTGEREIT 1973, G. STROBELT 1973, K. STROBELT 1974) lagen genaue Kenntnisse vor, die bestätigten, daß das Saatgut in seinen Keimungseigenschaften weitgehend homogen ist, und daß es bei den hohen täglichen Wachstumsraten als Versuchsmaterial für Kurzzeit-

wachstum, sowohl für morphologische als auch biochemische Untersuchungen sehr geeignet ist.

Wegen der wirtschaftlichen Bedeutung der Versuchspflanze, erscheinen Untersuchungen des Stickstoffstoffwechsels von Sproß und Wurzel interessant.

Für die anfänglichen Versuche wurden junge Maiskeimlinge der Sorte INFRAFRÜH (WEIHENSTEPHAN 1972) verwendet. Wie sich aus der statistischen Auswertung der Ergebnisse jedoch entnehmen ließ (zweigipflige Aufspaltung der Ergebnisse), handelte es sich um das Saatgut eines Mais-Dihybriden. Um die Varianzen der Versuchsmittelwerte vergleichen zu können, wurde in allen weiteren Versuchen das Saatgut eines Mais-Einfachhybriden KWS 725 (Kleinwanzleben Jg. 1974) verwendet. Als "einfache Kreuzung" (= Einfachhybride) wird die erste Nachkommenschaft betrachtet, welche von einer kontrollierten Kreuzung zwischen 2 anerkannten Inzuchtlinien stammt (KAPPERT u. RUDORF 1959).

Zea mays L. ist eine der wichtigsten Getreidearten der Welt und stammt aus einer Übergangszone zwischen den Tropen und den Subtropen (Steppen- und Savannengebiete Perus). Nach LIETH (1962) ist Mais neben Phragmites, Thypha und Zuckerrohr eine der produktivsten Pflanzen. Die tägliche Wachstumsrate erreicht sehr hohe Werte, so daß die Pflanze für experimentelle Wachstumsversuche geeignet erscheint.

Als eigentliche Tropenpflanze ist sie wärmeliebend und lichtbedürftig. Zea mays gehört zu den sogenannten C_4-Pflanzen, bei denen C_4-Dicarbonsäuren als Hauptprodukte einer ^{14}C-Kohlendioxid-Kurzzeitfixierung gefunden wurden. C_4-Pflanzen zeichnen sich durch morphologische und physiologische Besonderheiten aus: Das assimilierende Blattgewebe teilt sich charakteristisch in intensiv Stärke speichernde Leitbündelscheiden und anschließendes "normales" Mesophyll. Die Photosyntheserate von C_4-Pflanzen ist gegenüber den C_3-Pflanzen erhöht und die Chloroplasten besitzen vielfach ein peripheres Reticulum (SCHÖCH u. KRAMER 1971).

Anzucht von Keimlingen

Das Saatgut der beiden verwendeten Maissorten zeichnete sich durch eine weitgehende äußerliche Einheitlichkeit der Karyopsen aus. Nach optischen Gesichtspunkten der Gleichmäßigkeit in Größe und Dicke und nach dem Karyopsengewicht (0,3 - 0,35 g) wurde die 5fache Menge der benötigten Pflanzenanzahl ausgewählt, um eventuelle Unterschiede im Quellungs- oder Keimungsverhalten ausgleichen zu können. Morphologisch gleichwertige Samen garantieren in bezug auf Keim- und Wachstumsfähigkeit kein physiologisch gleichwertiges Material.

Der Sauerstoffwechsel zu Beginn der Keimung und die Wachstumsraten nach einigen Tagen stehen insoweit in einer Wechselbeziehung, als sich die Samen mit hoher Atmungsrate während des Quellungsvorganges meist durch starkes anschließendes Keimwachstum auszeichnen (WOODSTOCK u. GRABLE 1967).

In Mitscherlichschalen wurden die Samen für 20 Stunden bei Zimmertemperatur zum Quellen in jeweils 350 ml destilliertes Wasser ausgelegt. Anschließend wurden die gequollenen Maiskörner in einer einfachen PVC-Schale pikiert, die mit einem Substrat aus 350 g lufttrockenem Vermiculit und 700 ml destilliertem Wasser gefüllt war.

Anfangsmessung und Verpflanzung der Keimlinge

Die Zeit, während der sich die mit den Samen gefüllte PVC-Schale in der Klimakammer (Lufttemperatur 22°C, relative Feuchte 71,0 % - 73,5 %) befand, wurde auf Grund von speziellen Ergebnissen aus Vorversuchen auf 48 Stunden begrenzt. In diesem Zeitraum hatten die Keimlinge eine für den weiteren Versuchsablauf geeignete Länge erlangt.

Bei der Auswertung des weiteren Keimlingswachstums erbrachte diese Festsetzung der Quellungs- und Keimzeiten die geringsten Streuungen in der Länge der Primärwurzel, zumal darauf geachtet wurde, daß der Quellungs-, Pikierungs- und Versuchsbeginn immer zur selben Tageszeit erfolgte. Tageszeitlich bedingte Schwan-

kungen von physiologischen Vorgängen in der Pflanze konnten deshalb vernachlässigt werden.

Nach 48stündiger Keimung wurden die Keimlinge vorsichtig aus dem Substrat entnommen, die Radicula von der Austrittsstelle aus der Koleorhiza bis zur Wurzelspitze gemessen und entsprechend der Länge in verschiedene Gruppen geordnet. Die Gruppen besaßen eine Variationsbreite von 3 mm. Die Häufigkeitsverteilung der Radiculalänge zeigt an, welche Keimlinge für die eigentlichen Versuche geeignet scheinen (Radiculalänge 3-9 mm).

RADICULALÄNGE
(48 Stunden Keimzeit)

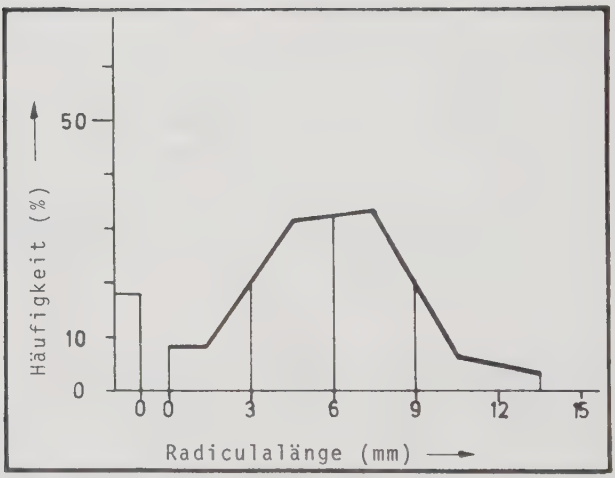


Abb. 1

Versuchsdauer

Die eigentliche Versuchsdauer wurde aus methodischen Gründen und auf Grund der Fragestellung eingeschränkt. Die Festlegung auf 10 Tage erfolgte nach Versuchsauswertungen, die das Wachstum über 2 Wochen kennzeichneten. Wie im Ergebnisteil (C. II.2.)

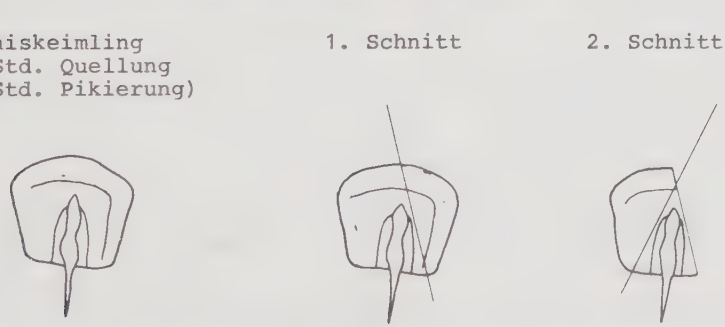
zu ersehen ist, haben sich bei verschiedenen Versuchsbedingungen morphologische Unterschiede, die sich statistisch absichern lassen, erst nach 10 Tagen Versuchsdauer manifestiert.

Experimentelle Entfernung des Endosperms

Da die "Früchte" der Maispflanze, wie auch die der anderen Getreidepflanzen, ein mächtiges Nährgewebe besitzen, ist es verständlich, daß bei einem 10tägigen Wachstum Mangelsituationen durch ausreichende Nährstoffversorgung verdeckt werden können. Um diesen Faktor ausschließen zu können, bzw. die Versorgung der jungen Maispflanze durch das Endosperm erfassen zu können, wurde versucht, das Endosperm ohne Verletzung des Keimlings zu entfernen.

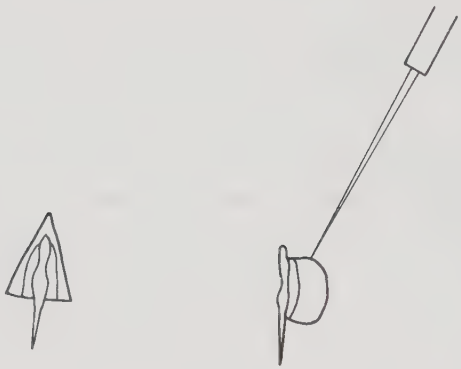
Der Embryo liegt dem Nährgewebe seitlich an und wird durch das Scutellum von ihm abgetrennt. Nach erfolgter Quellung und Pikierung besitzt der Maiskeimling eine Radiculalänge von 3 - 9 mm und die Sproßanlage ist deutlich ausgeprägt.

MANUELLE ENTFERNUNG DES ENDOSPERMS



Durch sorgfältige Präparation läßt sich das Endosperm ohne Verletzung des Keimlings oder des Scutellums entfernen. Durch 2 Schnitte mit der Rasierklinge und anschließender Präparation mit der Nadel und dem Messer unter der Lupe, ließ sich die Methode so vereinheitlichen, daß für die Versuchsreihen eine "Serienmethode" zur Verfügung stand.

PRÄPARATION
mit Nadel und Messer unter der Lupe



III. Experimentelle Versuchsverhältnisse

1. Substrat

Eine Nährlösung muß physiologisch ausgeglichen sein (RUHLAND 1958). Bei allen Versuchsreihen fand die Nährlösung nach HOAGLAND Verwendung, da in Vorversuchen geeignete Wachstumsbedingungen für die zu behandelnden Fragestellungen erzielt wurden. Abstufungen der Stickstoffgaben ließen sich ermöglichen.

Um konzentrationsbedingte Fällungen zu vermeiden, wurden Stammlösungen der einzelnen Nährsalze angesetzt und bei Bedarf den jeweils benötigten Wassermengen (destilliertes Wasser) hinzupipettiert. Spurenelemente wurden, dem Substrat entsprechend, durch die Zugabe der "A-Z-Lösung" nach HOAGLAND und SNYDER (RUHLAND 1958) hinzugefügt (je Liter Nährlösung 1 cm^3 A-Z-Lösung).

NÄHRLÖSUNG NACH HOAGLAND
(g Salz je Liter Nährlösung)

	100% N-Voll	ohne N	20% N	180% N	260% N
$Ca(NO_3)_2$	0,821	-----	0,164	1,478	2,217
KNO_3	0,506	-----	0,112	0,911	1,466
K_2SO_4	-----	0,871	0,697	-----	-----
KH_2PO_4	0,136	-----	0,027	0,245	0,367
$Ca(H_2PO_4)_2$	-----	0,117	0,094	-----	-----
$CaSO_4 \cdot 2H_2O$	-----	0,344	0,275	-----	-----
$MgSO_4$	0,120	0,060	0,072	0,216	0,324
Anfangs-pH	4,82± 0,07	5,01± 0,02	5,01± 0,03	4,78± 0,03	4,80± 0,05

Vermiculit - Kulturversuch

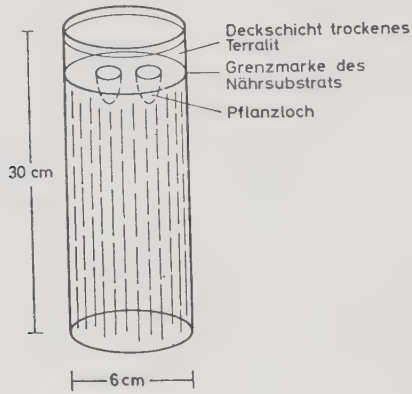
Als bestes Substrat wurde für die Hälfte der Versuchsreihen Vermiculit, ein neutraler Glimmer, mit dem Fabrikationsnamen Terralit verwendet (s. RÖMPP 1962). Auf Grund seiner Homogenität und seines geringen Gewichtes läßt sich Vermiculit als Substrat leichter als natürlicher Boden verwenden. DILLER (1972) sieht infolge von Versuchen mit diesem Material ein Mischungsverhältnis von: 1200 g lufttrockenem Terralit und 1500 ml wässriger Lösung als geeignete Feuchtigkeit für ein optimales Wurzelwachstum an.

Da Vermiculit im wesentlichen aus Metalloxiden besteht, erübrigte sich bei der Verwendung dieses Substrates die Zugabe der Spurenelementlösung.

Als Kulturgefäße dienten für die Versuchsdauer von 10 Tagen Glasgefäße (s. schem. Darstellung), die jeweils mit der gleichen Menge (950 g) "Vermiculit-Nährlösung" angefüllt wurden. Um die Porengröße im Nährboden gleich zu halten, wurde das

spezifische Gewicht durch die Bestimmung des Raumvolumens errechnet und in allen verwendeten Kulturgefäßen ausgeglichen (950 g/139 cm^3 = 6,83 g/cm^3).

SCHEMATISCHE DARSTELLUNG EINES KULTURGEFÄSSES



Bei der Verpflanzung der Maiskeimlinge wurden zum Schutz der Radicula vorgefertigte Pflanzlöcher verwendet und nach geringem Angießen die Pflanzen gleichmäßig mit lufttrockenem Vermiculit bedeckt. Durch Zugabe von destilliertem Wasser wurde eine Abnahme der Bodenfeuchtigkeit (täglicher Gewichtsverlust) ausgeglichen. Dieser Standortfaktor konnte annähernd konstant gehalten werden, da die Luftfeuchtigkeit in der Klimakammer relativ hoch einreguliert war.

Wasser - Kulturversuch

Es wurde eine reine Wasserkulturmethode, eine "stehende Kultur" (nach SCHROPP 1951) verwendet, bei der die Nährlösung nach bestimmten Zeiträumen erneuert werden muß. Wie STOUT und OVERSTREET (1950) zeigen konnten, sind für ein optimales Pflanzenwachstum eine feste Bodenphase und die Tätigkeit der Mikroorganismen nicht notwendig.

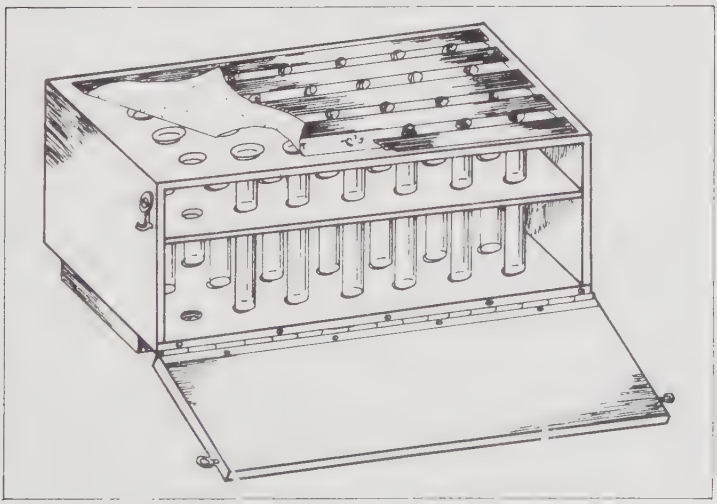
Um jeder Versuchspflanze ein gleiches Nährstoffangebot zu vermitteln, wurden in Vorversuchen die anfallenden Probleme der gleichmäßigen Durchlüftung und Konstanthaltung des Nährstoffangebotes zu lösen versucht.

Da jeweils nur eine Pflanze in einem Kulturgefäß wachsen sollte, wurde das Primärwurzelwachstum in drei unterschiedlich großen Kulturgefäßen (25 ml, 270 ml und 440 ml) verglichen.

Mit Hilfe der einfachen Varianzanalyse wurde errechnet, daß die Variabilität zwischen den 3 Gefäßgrößen kleiner war als die Variabilität innerhalb der Gruppen. Der Unterschied in den Mittelwerten der Primärwurzellängen zwischen den Pflanzen der 3 Gefäßgrößen, beruht auf Zufallswirkungen. Da die Versuchsgefäße mit 25 ml Volumen (= Reagenzgläser: 180 cm lang, Ø 2 cm) methodisch am einfachsten zu handhaben waren, wurden sie als Kulturgefäße für die Wasserkulturversuchsreihen verwendet.

Es wurde ein Gestellkasten gebaut, der eine genügende Anzahl von Stichprobenwerten der einzelnen Versuchsbedingungen erlaubte und es ermöglichte, durch das Herunterklappen der Seitenteile, das Wurzelwachstum optisch kontrollierbar zu machen.

GESTELLKASTEN FÜR DIE WASSERKULTUR



Um trotz "stehender Kultur" die Durchlüftung zu gewährleisten, wurde die Nährlösung alle 48 Stunden gewechselt. Eine Erneuerung der Nährlösung in kürzeren Abständen erbrachte keine signifikanten Veränderungen im Wurzellängenwachstum. Wie aus den Veränderungen des pH-Wertes der verschiedenen Nährlösungen nach 1-3tägiger Versuchsdauer zu entnehmen ist, garantiert der Wechsel der Lösungen jeweils nach 48 Stunden nahezu konstante Versuchsbedingungen (pH-Wert, Nährstoffangebot).

pH-ÄNDERUNG DER NÄHRLÖSUNG
prozentuale Abweichungen vom Anfangs-pH

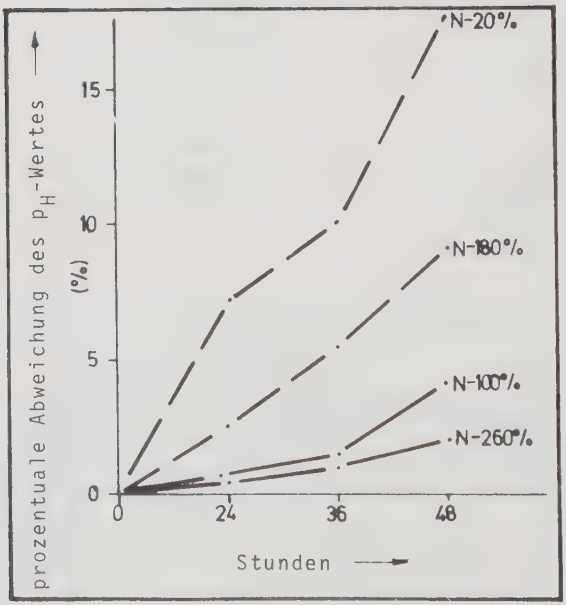


Abb. 2

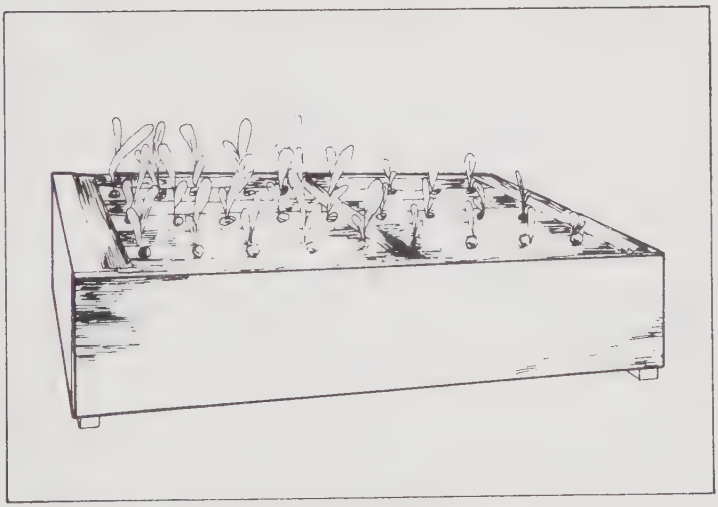
Die Nährlösung, die durch die Spurenelementlösung ergänzt war, wurde mit Hilfe einer Waschflasche und dünnen PVC-Schläuchen

ohne Verletzungsgefahr für die Wurzeln in kürzester Zeit abgesaugt und mit Spritzflaschen wieder nachgefüllt.

Über den Reagenzgläsern waren PVC-Netze so angebracht, daß sich die Pflanzen unmittelbar auf der Wasseroberfläche befanden.

Der unterirdische Pflanzenteil wurde mit einer doppelten Abdeckung auf dem Gestellkasten geschützt (lichtreflektierend: Staniolstreifen, lichtabsorbierend: schwarzer Karton).

MAISPFLANZEN IN DER WASSERKULTUR



2. Standort und klimatische Verhältnisse

Um für alle Versuchsreihen der vorliegenden Arbeit möglichst gleiche klimatische Bedingungen während des 10tägigen Wachstums zu garantieren, wurden die Maispflanzen sowohl bei der Vermiculit-Kulturmethode als auch bei der reinen Wasserkulturmethode in der Klimakammer des Institutes einer Lufttemperatur von 22° C, einer Beleuchtungsdauer von 12 Stunden und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 71,0 - 73,5 % ausgesetzt.

Als Lichtquelle sind Leuchtstoffröhren des Typs Osram-L-Fluora L 40 W/77 angebracht, die sich durch Strahldichtemaxima der spektralen Verteilung in den Bereichen von 380 - 480 nm und 600 - 760 nm auszeichnen.

Die Wirksamkeit physiologischer Strahlung kann nur durch die Strahlungsintensität ausgedrückt werden. Durch die Messung der Beleuchtungsstärke (lux) und durch die Kenntnis der Energieverteilung im Spektrum des Strahles kann die energetische Lichtintensität berechnet werden (KLESCHNIN 1960).

Die Beleuchtungsstärke wurde mit dem Luxmeter gemessen und der Umrechnungsfaktor für die Bestrahlungsstärke ($erg/cm^2 \cdot sec$) ermittelt. (STROBELT 1973, unveröffentlichte Staatsexamensarbeit.)

Mit Hilfe von Zusatzaggregaten von Fluora-Leuchtstoffröhren zu der normalen Deckenbeleuchtung, konnten in der Klimakammer drei in ihrer Lichtintensität unterschiedliche Standorte verwendet werden.

Standort	Beleuchtungs-stärke	energetische Bezugsgrößen		
	Lux	W/m^2	$cal/cm^2 \cdot sec$	$erg/cm^2 \cdot sec$
Minimallicht	300	1,93	$8{,}1 \cdot 10^5$	1930
Schwachlicht	500	3,22	$1{,}3 \cdot 10^6$	3220
Starklicht	4 800	30,91	$1{,}3 \cdot 10^7$	30900

In den Versuchen, bei denen andere Versuchsbedingungen als die Lichtintensität verändert wurden, können die Strahlungsintensitäten des Normallichtstandortes (= Starklichtstandort) zu Grunde gelegt werden.

Alle 24 Stunden wurden die Vermiculitkulturgefäße willkürlich neu angeordnet und das Wasserkulturgestell so gedreht, daß störende Einflüsse (z.B. Lage zur Lichtquelle) weitgehend ausgeschalten wurden.

IV. Auswertung

1. Morphologische Bestimmungen

Während der 10tägigen Versuchsdauer wurden in allen Versuchsreihen die Sproßlängenänderungen gemessen und ausgewertet. Bei den Wasserkulturversuchen konnte mit der gleichen Meßgenauigkeit das Wurzelwachstum festgehalten werden. Alle übrigen morphologischen Bezugsgrößen wurden am Versuchsende aufgezeichnet.

Nach sorgfältiger Reinigung des Wurzelsystems und anschließender Trennung von Sproß und Wurzeln konnten folgende Meßgrößen ermittelt werden:

Wurzel: Primärwurzellänge, - Frischgewicht (FG) und - Trockengewicht (TG), Sproßbürtige Wurzelanzahl, - Länge, - FG und - TG

Sproß: Blattanzahl, Sproßlänge, - fläche, - FG, - TG und Länge des 1. Internodiums

Alle unmittelbar nach dem Versuchsende erfolgenden Messungen mußten relativ schnell verlaufen, um keine größeren Versuchsfehler bei den nachfolgenden, analytischen Methoden (z.B. Pigmentgehaltsbestimmung) hervorzurufen.

Nach 24stündiger Trocknungsdauer bei 105° C im Thermostaten wurde das Trockengewicht und der Wasserverlust bestimmt.

2. Analyse

Die auf dem Faltblatt (hinter S. 24) dargestellte Fraktionierung bildet die Grundlage aller analytischen Untersuchungsmethoden dieser Arbeit.

Nach der Bestimmung der Wachstumsgrößen, des Pigmentgehaltes und des Gesamtstickstoffgehaltes von Sproß und Wurzel werden je 100 mg Trockensubstanz im Hauptanalysengang mit heißem Äthanol versetzt und zentrifugiert. Im Überstand befinden sich die löslichen Stickstoffverbindungen, die mit Hilfe der

Mikrokjeldahlmethode bestimmt werden. Auf dieselbe Weise lassen sich nach Totalhydrolyse des Rückstandes mit TCE und anschließender Zentrifugation Nucleinsäurenstickstoff (Überstand) und Proteinstickstoff (Rückstand) ermitteln. Der Proteingehalt wird zusätzlich nach der Lowry-methode analysiert. Durch Hydrolyse der Proteine lassen sich der qualitative und quantitative Aminosäurengehalt bestimmen.

In zusätzlichen Analysen wird ausgehend von jeweils 50 mg Trokkensubstanz der Ammoniumstickstoff ermittelt. Durch Substraktion von den löslichen Stickstoffverbindungen kann der Stickstoffgehalt der freien Aminosäuren berechnet werden.

Die qualitative Zusammensetzung dieser Aminosäuren konnte in weiteren Analysen erhalten werden.

Bestimmung des Gesamtstickstoffgehaltes

Den in organischen Verbindungen enthaltenen Stickstoff kann man nach der Kjeldahlmethode und, wenn es sich um geringe Substanzmengen handelt, nach der verfeinerten Mikrokjeldahlmethode bestimmen (detaillierte Beschreibung SCHMITZ 1975).

Beim Kochen mit Schwefelsäure findet unter Zusatz eines Katalysators die Hydrolyse bis zur Stufe des Ammoniaks statt. Der gebildete Ammoniak löst sich in der überschüssigen Schwefelsäure zu Ammoniumsulfat. Hieraus wird der Ammoniak durch Zugabe eines Überschusses an Natronlauge ausgetrieben und durch eine Wasserdampfdestillation in eine Vorlage (Borsäure) überführt. Gegen 0,1 n Salzsäure wird das Ammoniumborat bis zur freien Borsäure titriert. Die Berechnung des Stickstoffes erfolgt nach zuvor ermitteltem Titer:

1 ml 0,01 n Salzsäure entspricht 0,14008 mg Stickstoff

Stickstoffgehalt:

$$\frac{\text{Verbrauch (ml Salzsäure)} \cdot 0{,}14008}{\text{Einwaage (in mg TG)}} = \text{mg Stickstoff/mg Einwaage}$$

Bestimmung der löslichen Stickstoffverbindungen und des Protein-Nucleinsäuren-Stickstoffes

50 mg Trockensubstanz werden mit 10 ml heißem, 70 %igem Äthanol versetzt, homogenisiert und zentrifugiert. Der Überstand wird auf wenige ml im Rotationsverdampfer eingeengt und im Kjeldahlkolben, entsprechend der eben beschriebenen Methode, auf den Stickstoffgehalt hin untersucht.

Das Präzipitat wird ebenfalls im Kjeldahlkolben verascht und der Stickstoffgehalt ermittelt.

Pigmentgehaltsbestimmungen des Sprosses

Zur quantitativen Bestimmung der Sproßpigmente wurde das Sproßmaterial nach der Bestimmung der Blattanzahl, -fläche, Sproßlänge und Frischgewicht in einem Mörser homogenisiert. Die Extraktion erfolgte nach BAUER (1957) mit 80 %igem Aceton, wenig Quarzsand und zur Neutralisation der Pflanzensäuren mit einer Spatelspitze $CaCO_3$. Das Filtrat im Meßzylinder wurde auf 100 ml aufgefüllt. Bei der gesamten Extraktion achtete man auf die Lichtabschirmung der Extraktionsflüssigkeit. Da sich nur unbedeutende Änderungen der Pigmentkonzentration durch die Extraktion bei Zimmertemperatur ergeben sollen (GASSNER und GOEZE 1934), wurde auf die Verwendung gekühlter Extraktionsgefäße verzichtet. Die quantitative Bestimmung der Pigmentkonzentration fand stets unmittelbar nach der Extraktion mit Hilfe des Spektralphotometers, Zeiss PMQ II, statt. Unter Anwendung der Spaltautomatik wurden die Extinktionen (E) bei der Wellenlänge der Hauptabsorptionsmaxima, im Rotbereich für Chlorophyll a bei 662 nm und Chlorophyll b bei 644 nm, gemessen. Die Extinktionen der Carotinoide wurden bei 440,5 nm bestimmt. Gegen 80 %iges Aceton wurden je 3 Parallelproben der Pigment - Aceton - Lösung einer Pflanzenprobe ausgewertet und arithmetisch gemittelt.

Die Küvettenkonzentration der Chlorophylle berechnete man nach HOLM (1954):

$$C_{Chl.\ a} = 9{,}78\ E_{662} - 0{,}99\ E_{644}\ (\gamma/ml)$$

$$C_{Chl.\ b} = 21{,}4\ E_{644} - 4{,}65\ E_{662}\ (\gamma/ml)$$

Die Formel zur Berechnung der Carotinoide wurde von ARNON (1949) übernommen:

$$C_{Car.} = 4{,}69\ E_{440{,}5} - C_{Chl.\ a + Chl.\ b} \cdot 0{,}268\ (\gamma/ml)$$

$C_{Chl.\ a + Chl.\ b}$ = Konzentration der Chlorophylle

Die Umrechnung auf das Gewicht, bzw. die Fläche des Pflanzenmaterials erfolgte nach der Formel:

$$C_{Pigment} \cdot 100\ ml \cdot \frac{1}{Einwaage} = \text{Konzentration in } \gamma/g$$

$$C_{Pigment} \cdot 100\ ml \cdot \frac{1}{Sproßfläche} = \text{Konzentration in } \gamma/cm^2$$

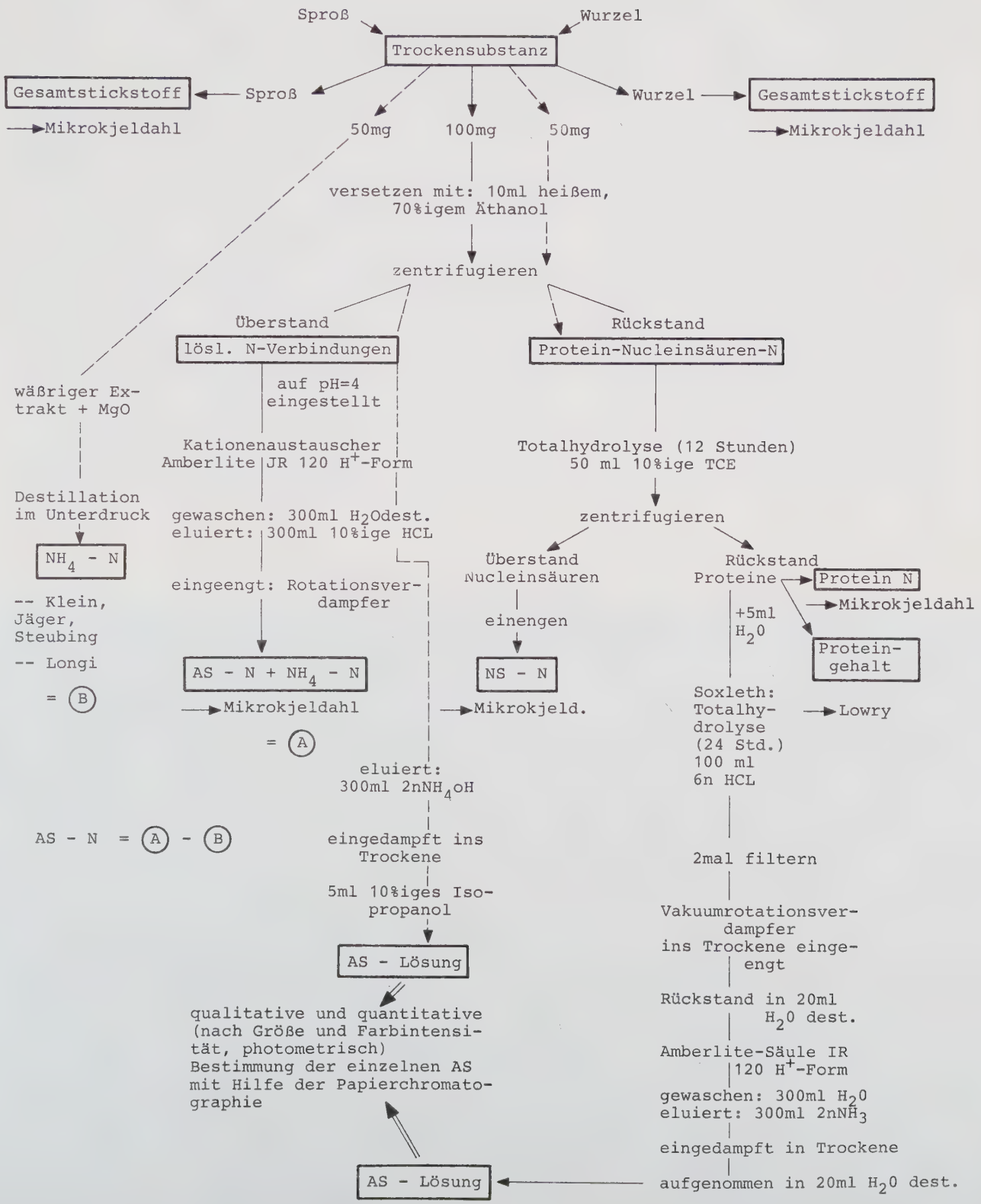
Lösliche Stickstoffverbindungen

Der Hauptanalysengang (durchgezogene Linie) wurde mit einer Trockensubstanzmenge von 100 mg Sproß- und Wurzelmaterial begonnen, die mit heißem Äthanol versetzt und anschließend zentrifugiert wurde.

Der Überstand (lösliche Stickstoffverbindungen) wird auf pH=4 gebracht und auf eine Kationenaustauschersäule (Amberlite IR 120) in der H^+-Form aufgegeben.

Die verwendeten Austauschersäulen hatten eine Größe von 15 cm, einen Durchmesser von 2,5 cm und ein Volumen von 23,43 cm^3. Beim Füllen wurde auf gleichmäßigen und blasenfreien Aufbau der Säule geachtet.

ANALYSENGANG



Die Enden wurden mit Glaswolle und kleinen Glaskugeln abgedichtet, so daß eine Aufwirbelung der Säulenpackung beim Waschen, Eluieren und Regenerieren weitgehend vermieden werden konnte. Das Auftragen der Überstandslösung erfolgte nach der Senkung der Säulenflüssigkeit bis zur Oberfläche des Austauschers sehr vorsichtig mit einer über dem Säulenbett angelegten Pipette. Die Säule wurde mit 300 ml destilliertem Wasser gewaschen und mit 300 ml 10 %iger HCL eluiert. Die Durchflußrate wurde mit 13 Tropfen pro Minute festgesetzt (Durchfluß von 200 ml/h).

Das Eluat wurde auf wenige ml im Rotationsverdampfer eingeengt und im Kjeldahlkolben bestimmt. Von dem Ergebnis für den Gesamtstickstoff wird der gesondert zu bestimmende Wert für den Ammoniumstickstoff substrahiert, um den Aminosäurenstickstoffgehalt ermitteln zu können.

Diese Bestimmung der Stickstofffraktionen wurde von KLEIN, JÄGER und STEUBING (1974) übernommen, die zur Ammonium-Stickstoffbestimmung eine Destillation eines wäßrigen Extraktes der Trockensubstanz mit MgO vorschlagen (Methode of Soil Analysis 1965). Bei unseren Analysen wurde die 30 Minuten dauernde Destillation unter vermindertem Druck mit Hilfe einer nach LONGI aufgebauten Versuchsapparatur durchgeführt:

Der wäßrige Extrakt von 50 mg Trockensubstanz wurde unter Zugabe von 5 g MgO in einen Claisenischen Destillationskolben eingegeben und das System luftdicht verschlossen. Ein Unterdruck wurde durch eine Wasserstrahlpumpe erzeugt. Die Luftzufuhr zu diesem System wurde mit einer Klemme an der Verbindung: Destillationskolben - vorgeschaltene Waschflasche konstant gehalten und der Unterdruck reguliert. Da sich in der Waschflasche verdünnte Schwefelsäure befand, wurde nur ammoniakfreie Luft in das System hineingeleitet. Durch Erwärmung des Wasserbades wurde die Flüssigkeit im Destillationskolben bei 38° - 40° C zum Sieden gebracht.

Wie in Vorversuchen getestet, wurde eine 30minütige Destillationszeit zur vollständigen Ammoniakverdrängung benötigt, da relativ geringe ammoniakhaltige Ausgangssubstanzen verwendet wurden.

In 10 ml 2 %iger Borsäure und 5 Tropfen Taschiro-Mischindikator wurde der abdestillierte Ammoniak aufgefangen und entsprechend der Mikrokjeldahlanalyse gegen 0,1 n Salzsäure titriert und bestimmt.

Protein - Nucleinsäuren - Stickstoff

Das aus der Äthanol-zentrifugation resultierende Präzipitat wurde zur Totalhydrolyse für 12 Stunden (über Nacht) mit jeweils 50 ml 10 %iger Trichloressigsäure versetzt. Durch Zentrifugation und Filtration trennte man die hydrolysierten Nucleinsäuren ab und konnte Filter und Rückstand nach der Kjeldahlmethode veraschen.

Der Überstand wurde eingeengt und der Nucleinsäurenstickstoff nach der Mikrokjeldahlmethode bestimmt.

Zur Kontrolle des Proteinstickstoffwertes wurde außer der Kjeldahlbestimmung der Proteingehalt nach LOWRY ermittelt, bei dem das Folin-Ciocalteau-Phenolreagenz Anwendung fand. Dieses Reagenz bildet mit dem im Eiweiß enthaltenen Tyrosin eine blau-violette Färbung, die kolorimetrisch meßbar ist. Da sich die Folinfarbe nicht streng proportional zur Proteinkonzentration verhielt, mußte eine Eichkurve mit einer Eiweißstandardlösung aus Albumin (Rinderserum) für den betreffenden Arbeitsbereich aufgestellt werden. Eine täglich frisch anzusetzende Lösung 48 ml 2 %igem Natriumcarbonat in 0,1 n Natronlauge (100 ml), aufgeschichtet mit 1 ml 1 %igem Natriumtatrat und 1 ml 0,5 %igem Kupfersulfat wurde gut durchmischt und mit verdünntem Folinreagenz (1 ml Folin + 1 ml Wasser) der Standardproteinlösung hinzugegeben.

Durch photometrische Ermittlung der Extinktionen bei 650 nm wurde die Eichkurve aufgestellt (Abszisse: Proteinkonzentration, Ordinate: Extinktion). Zur Darstellung der Proteinmenge in den Pflanzenextrakten wurden 0,3 ml Extrakt verwendet (genaue Beschreibung der Arbeitsmethoden bei PEACH und TRACEY 1956, Bd. IV).

Aminosäurenzusammensetzung der Proteinfraktionen

In der Soxleth-Apparatur wurden die verschiedenen Proteinfraktionen zur Bestimmung ihrer Aminosäurenzusammensetzung hydrolysiert. Das zu extrahierende Material wurde 24 Stunden mit ins-

gesamt 100 ml, stets frisch destilliertem, Lösungsmittel (6n HCL) durchspült.

Die Hydrolysate wurden, nachdem sie erkaltet waren, 2 - 3mal filtriert und im Vakuumrotationsverdampfer bis zum Trockenen eingedampft. Dabei wurde die Salzsäure aus dem Filtrat entfernt. Der in 20 ml destilliertem Wasser aufgenommene Rückstand wurde zur Reinigung über einen Ionenaustauscher (Amberlite IR 120 H^+-Form) gegeben. Mit 300 ml destilliertem Wasser wurde die Säule gewaschen, und anschließend wurden die Aminosäuren mit 300 ml 2n Ammoniak eluiert. Das ammoniakhaltige Eluat wurde bis zum Trockenen eingedampft und mit 20 ml destilliertem Wasser als Aminosäurenlösung aufgenommen (die Kationenaustauschersäule wurde jeweils mit Säure und Wasser regeneriert). (Genaue Beschreibung der Arbeitsmethoden bei HAIS und MACEK 1958.)

Die qualitative und quantitative Bestimmung der Aminosäurenlösungen wurde mit Hilfe der Papierchromatographie durchgeführt. Der Rahmen dieser Methodenbeschreibung würde gesprengt werden, wenn alle, in zahlreichen Versuchen erprobten Methoden und ihre jeweilige Problematik behandelt würden.

An dieser Stelle wird nur auf die Darstellung der bei der vorliegenden Fragestellung und den apparativen Voraussetzungen als optimal festgestellten Analysenmethoden eingegangen werden.

Qualitative Ermittlung

Zur qualitativen Bestimmung wurde mit einem zweidimensionalen, aufsteigenden System gearbeitet, um eine bessere Auftrennung der Substanzen zu erhalten.

Auf nahezu quadratischem Chromatographiepapier (21 x 19 cm, MN 214 Macherey Düren) wurden auf den 2 cm vom Rand entfernten Standpunkt 0,2 ml der Aminosäurenlösung, auf den Außenstreifen jeweils 0,01 ml einer Standardaminosäurenlösung als Vergleichssubstanz für jede Laufrichtung, aufgetragen. Mit einem Heißluftföhn ließ man die Substanzen eintrocknen und achtete darauf, daß alle Substanzflecken maximal nur eine Größe von 10 mm Durchmesser erreichten.

Die Bögen wurden zu einem Zylinder zusammengerollt und die oberen Enden mit Plastikklammern aneinandergeheftet und in Glasschalen gestellt. Die Chromatographiekammern waren zuvor 2 Stunden mit der wäßrigen Phase des Lösungsmittels gesättigt worden. Als Laufmittel für die erste Trennung wurde ein Butanol - Eisessig - Wassergemisch im Verhältnis 4 : 1 : 5 ("PARTRIDGE-Gemisch") verwendet. Je 35 ml der oberen Phase dieses Gemisches (Mischung erfolgte im Scheidetrichter) wurden in die Glasgefäße mit den Papierrollen pipettiert und für 16 Stunden in die äquilibrierten Chromatographiekammern gestellt. Bei der Entwicklung wurde auf die Temperaturkonstanz des Chromatographieraumes und auf die Einhaltung der konstanten Laufzeit geachtet, nach deren Beendigung die Lage der Fronten markiert und im Protokoll festgehalten wurden. Die Bögen wurden über Nacht im Luftstrom getrocknet. Danach wurden die Chromatographiebögen um 90° gedreht und die Substanzen in einem zweiten Laufmittel nochmals aufgetrennt. Als Trennmittel wurde ein Phenol-Wassergemisch im Verhältnis 3 : 1 (35 ml der organischen Phase) verwendet. Die Sättigung der Chromatographiekammer erfolgte mit der wässrigen Phase. Die Entwicklungsdauer der Chromatogramme in dieser Kammer dauerte wiederum 16 Stunden.

Die Laufmittelfront wurde protokolliert und die Bögen im Luftstrom getrocknet.

Zur Bestimmung und Identifizierung der getrennten Substanzen wurde eine Anfärbung mit 0,1 %iger äthanolischer Ninhydrinlösung verwendet.

Auf grund der Färbung und der errechneten R_f-Werte konnten die Substanzen identifiziert werden.

Zur besseren Beurteilung der einzelnen R_f-Werte und somit der Güte, bzw. der Reproduzierbarkeit des Ergebnisses, wurden die R_f-Werte der getrennten Aminosäuren mit denen der mitlaufenden, bekannten Standardaminosäuren verglichen. (Genaue Arbeitsmethodenbeschreibung bei HAIS und MACEK 1958 und dort zitierten, weiteren Literaturstellen.)

Quantitative Bestimmung

Die Aminosäurenlösung wurde absteigend eindimensional über eine größere Strecke aufgetrennt, um eine größere Genauigkeit der Analysenwerte zu erreichen.

Auf den Chromatographiebögen wurden jeweils, wie oben beschrieben, 2 Proben der Aminosäurenlösung (0,2 ml), sowie 0,01 ml und 0,02 ml der Standardaminosäurenlösung aufgetragen. Die Entwicklungsdauer betrug 24 Stunden, wobei in regelmäßigen Abständen 3mal 20 ml Laufmittel zugegeben wurde (PARTRIDGE-Gemisch). Das Trocknen und die Identifizierung mit Ninhydrinlösung fanden analoge Anwendung.

Die quantitative Bestimmung der identifizierten Aminosäuren wurde auf Grund der Fleckengröße und der Farbintensität im Vergleich zu den mitgelaufenen Standardaminosäuren vorgenommen. Nach FISHER und Mitarbeiter ist die Fleckengröße dem Logarithmus der Substanzmenge proportional.

Der Aminosäurengehalt kann außerdem photometrisch ermittelt werden.

Die durch die Ninhydrinlösung auf dem Chromatographiepapier angefärbten Substanzflecken wurden ein zweites Mal mit einem Gemisch aus 2 ml alkoholischer Kupfernitratlösung und 0,4 ml 10 %iger Salpetersäure, in 100 ml 96 %igem Alkohol gelöst, besprüht. Nach der Trocknung wurden die Flecken ausgeschnitten, in Reagenzgläser mit 5 ml Methanol überführt, und für 15 Minuten verschlossen, um danach bei 504 nm photometriert zu werden. Mit Hilfe der Extinktionen der bekannten Aminosäurenkonzentrationen wurden Eichkurven aufgestellt, an denen der Aminosäurengehalt des Pflanzenextraktes ermittelt wurde.

Bestimmung: freie Aminosäuren

Parallel zu der Fraktionierung der löslichen Stickstoffverbindungen wurden 50 mg Trockensubstanz verarbeitet, um die freien Aminosäuren im Pflanzenextrakt zu bestimmen. Nachdem der Überstand auf den Kationenaustauscher gegeben war, wurde die Säule

mit 300 ml destilliertem Wasser gewaschen und mit 300 ml 2n Ammoniumhydroxidlösung eluiert. Das Eluat wurde bis zum Trockenen im Rotationsverdampfer eingedampft und mit 5 ml 10 %igem Isopropanol aufgenommen.

Die qualitative Bestimmung der Aminosäuren erfolgte papierchromatographisch. Wegen zu großer Variabilität der Ergebnisse mußte auf eine quantitative Bestimmung verzichtet werden.

3. Photosynthese- und Atmungsmessungen

Der Sauerstoff - Kohlendioxid - Umsatz bei der Photosynthese wurde durch Anwendung der direkten Warburg-Methode gemessen. Diese Methode beruht auf der Reaktion eines Bikarbonat - Karbonat - Gemisches in wäßriger Lösung:

$$Na_2CO_3 + CO_2 + H_2O \rightleftharpoons 2NaHCO_3$$

Der Partialdruck des Kohlendioxides wird durch den Puffer konstant gehalten. Die beobachteten Druckänderungen sind nur dem Sauerstoff zuzuschreiben, der vom untersuchten Objekt während zwei Phasen Dunkelheit verbraucht oder in einer Hellphase gebildet wird.

Zu seiner Bestimmung genügt die Kenntnis der unter den Versuchsbedingungen festgestellten Gefäßkonstanten für den Sauerstoff, die mit der beobachteten Druckänderung multipliziert werden müssen.

Nach folgendem Schema des Versuchsablaufes wurden die Druckänderungen an den mit 5 ml Pufferlösung (0,1 M Na_2CO_3 - 1Teil und 0,1 M $NaHCO_3$ - 9Teile, pH = 8,91 bei 25° C) und den frisch abgeschnittenen Maissprossen gefüllten Reaktions-Manometern abgelesen:

	Dunkelphase I Atmung			Beleuchtung Photosynthese+Atmung			Dunkelphase II Atmung		
Zeit	10 0	10	20	25	40	50	57	65	75
Manometerablesung		Differenz A			Differenz B			Differenz C	

Die Photosynthesewerte (O_2/Minute) wurden berechnet:

$$\text{Photosynthese} = \frac{O_2 \text{ hell}}{\text{Minuten/hell}} + 1/2\left(\frac{O_2 \text{ dunkel I}}{\text{Minuten/dunkel I}} + \frac{O_2 \text{ dunkel II}}{\text{Minuten/dunkel II}}\right)$$

Durch die am Manometer abgelesenen Druckdifferenzen (h in mm) kann die Gleichung vereinfacht werden:

$$h_{\text{Photosynthese}} = -\left[1/2\left(\frac{h_A}{\text{Minuten A}} + \frac{h_C}{\text{Minuten C}}\right) - \frac{h_B}{\text{Minuten B}}\right]$$

$$\text{Sauerstoff}_{\text{Photosynthese}} = K_{O_2} \times h_{\text{Photosynthese}} \quad (\mu l\ O_2/\text{min})$$

Die Gefäßkonstante K für Sauerstoff läßt sich nach folgender Formel berechnen:

$$K_{O_2} = \frac{Vg \cdot \frac{273}{T} + Vf \cdot \alpha}{P_O} \quad \left[\text{Dimension: } mm^2\right]$$

Vg: Volumen des Gasraumes (= Volumen des Reaktionsgefäßes + Volumen des oberen Teiles des rechten Manometerschenkels - Vf; Dimension µl)

Vf: Volumen der flüssigen Phase in µl

T : Temperatur des Reaktionssystems in ^oK (^oC + 273)

α : Bunsen'scher Absorptionskoeffizient des Gases bei der Temperatur T : 0_2 = 0,02822

P_0: Normaldruck

(genaue Beschreibung zur manometrischen Messung der Photosynthese sind bei KLEINZELLER 1965 nachzulesen, wie auch zur Messung der Atmung von Wurzeln)

In der Dunkelheit ist die Maiswurzel in der Lage Assimilate zu veratmen und so ihren Stoffwechsel aufrecht zu erhalten. Die Abgabe des Sauerstoffes in der Dissimilation kann durch die direkte Manometrie nach Warburg bestimmt werden. Die Druckänderung beruht auf der Sauerstoffabgabe der in der Nährlösung befindlichen Wurzeln.

4. Statistische Auswertung

Jeder Versuch ist in seinem Umfang notwendigerweise begrenzt.

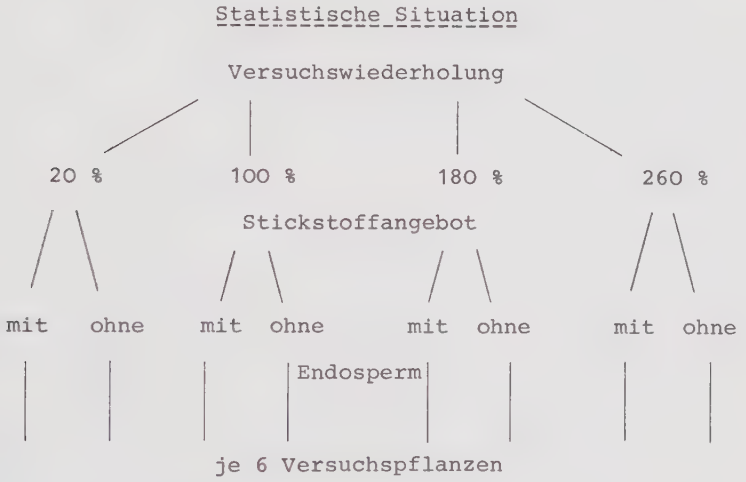
Seine Ergebnisse bilden die Stichprobe aus der Menge aller möglichen Ergebnisse. Um einzelne Stichproben miteinander vergleichen zu können, wurden das arithmetische Mittel, die quadratischen Abweichungen vom Mittel (Varianzen) und die Standardabweichungen berechnet.

Die "Klassischen Prüfverfahren" gehen davon aus, daß eine statistische Hypothese aufgestellt und überprüft wird, indem sie mit einer vorgegebenen Sicherheitswahrscheinlichkeit α auf Signifikanz beurteilt wird.

Wird der beobachtete Unterschied zwischen den Mittelwerten und der Streuung in 2 Stichproben nur durch den Einfluß eines einzigen Faktors hervorgerufen, so wurde in der vorliegenden Arbeit zur Beurteilung der Signifikanz der t-Test angewandt (WEBER 1967). Ist die Variabilität eines Merkmals jedoch durch mehrere Faktoren bedingt, so wurde je nach Versuchsanlage eine einfache Klassifikation der Varianzanalyse (Vorversuche), eine zweifache Varianzanalyse (anfängliche Versuche: Lichtintensität und Stickstoffangebot) und eine dreifache Varianzanalyse ver-

wendet, zu deren besseren Verrechnung ein faktorieller Varianzanalysenansatz mit 3 und mehr Faktoren diente.

Da viele Aussagen in dieser Arbeit auf der Berechnung der faktoriellen Varianzanalyse und der dazugehörigen Versuchsanlage basieren, soll die statistische Situation und die Tafel der Varianzanalyse dargestellt werden:



Bei Varianzanalysen wurden alle Varianzen mit dem Versuchsfehler mit Hilfe des F-Testes auf Signifikanz geprüft. Zu beachten war, daß bei mehrfaktoriellen Varianzanalysen immer von den Variabilitäten der Wechselwirkungen ausgegangen werden mußte.

Die Signifikanz beruht auf folgenden Vertrauensgrenzen:

		in der Arbeit verwendete Symbole
F < 5 %	= nicht signifikant	-
F > 5 %	= signifikant	x
F > 1 %	= gut signifikant	xx
F > 0,5 %	= sehr gut signifikant	xxx

Variabilität	SAQ	FG	MQ	geschätzte Größen
Gesamt -	...	..		
Zwischen den Versuchswiederholungen	...	..	..	....
Zwischen den Stickstoffgehalten	...	..	..	....
Zwischen: mit und ohne Endosperm	...	..	..	....
Wechselwirkungen: Versuchswiederholungen x Stickstoffgehalt	...	..	..	....
Versuchswiederholung x Endosperm	...	..	..	....
Stickstoffgehalt x Endosperm	...	..	..	....
Rest	...	..	..	= Versuchsfehler

Die Signifikanzberechnung der Differenzen zwischen den Mittelwerten der einzelnen Gruppen erfolgte nach dem "multiple range-Test" von DUNCAN (WEBER 1967). Es wurden die beobachteten Variationsbreiten mit den "signifikanten studentisierten Variationsbreiten" verglichen.

Regressions- und Korrelationsanalysen wurden bei solchen Fragestellungen außerdem noch durchgeführt, bei denen gefragt wurde, ob eine Abhängigkeit zwischen 2 Variablen besteht und wie der Grad des Zusammenhanges bestimmt ist.

Zur praktischen Durchführung wurden mehrere Rechenprogramme im Allgemeinen Hochschul-Rechenzentrum der Universität Bonn durchgeführt.

C. ERGEBNISSE

I. Wachstum und Stickstofffraktionen bei unterschiedlichen Lichtintensitäten

1. Methodisches

Bei den Pflanzen sind Farbstoffe in der Lage, absorbierte Lichtenergie an ein reaktionsfähiges System weiterzugeben, das dadurch zu biochemischen Reaktionen befähigt wird. Diese photochemischen Vorgänge stellen die Grundlage der Produktion organischer Substanz, somit auch des Wachstums und der Entwicklung, dar. Da im Stoffwechsel der Pflanze eine enge Korrelation zwischen dem Kohlendydratstoffwechsel und den Stickstoffverhältnissen besteht, wurde die Wirkung von drei verschiedenen Lichtintensitäten ($1{,}9 \cdot 10^3$, $3{,}2 \cdot 10^3$ und $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec) auf den Gesamtstickstoffgehalt, den Pigmentgehalt und das Wachstum 10 Tage alter Maispflanzen untersucht. Auf den lichtbedingten Prozeß der Photosynthese übt die Quantität und Qualität der herrschenden Strahlung einen starken Einfluß aus.

2. Gesamtstickstoffgehalt

Durch eine Veränderung der Beleuchtungsstärke von 500 lux auf 4 800 lux oder $1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec Strahlungsintensität auf $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec veränderte sich der Gesamtstickstoffgehalt der Maispflanzen (mg N/Organ oder Pflanze) nur geringfügig. Auf die Analyse des noch schwächer bestrahlten Pflanzenmaterials wurde verzichtet, da der Vergleich der Gesamtstickstoffgehalte keine statistisch abzusichernden Ergebnisse erbrachte (vgl. Tab. 1).

Für alle Organe ist jedoch die Tendenz zu erkennen, daß der Gesamtstickstoffgehalt bei verminderter Einstrahlung erhöht ist. Dasselbe Ergebnis läßt sich für den relativen Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) statistisch absichern (Wurzelsystem, s. Tab. 2).

Tabelle 1: STICKSTOFFGEHALT (mg N/Organ)

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux

	500 lux	4 800 lux	Statistische Beurteilung d. Differenz
Sproß	1,2810	1,2040	---
Primärwurzel	0,2192	0,2148	---
Sproßbürtige Wurzeln	0,3281	0,3140	---
Gesamtpflanze	1,7737	1,7163	---

Tabelle 2: STICKSTOFFGEHALT (mg N/mg TG)

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux

	500 lux	4 800 lux	Statistische Beurteilung d. Differenz
Sproß	0,12130	0,11377	---
Primärwurzel	0,06917	0,06376	x
Sproßbürtige Wurzeln	0,07888	0,07394	x
Gesamtpflanze	0,26935	0,25147	---

(500 lux = $3{,}2 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec, 4 800 lux = $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec)

Durchgehend für alle Pflanzenteile besitzen die stärker bestrahlten Pflanzen einen geringeren Gesamtstickstoffgehalt pro mg Trockengewicht.

Der absolute Gesamtstickstoffgehalt der Pflanze wird durch Lichtmangel nur geringfügig beeinflußt. Dagegen werden die relativen Gesamtstickstoffgehalte bei diesen Versuchsbedingungen um ca. 6-8 % (s. Tab. 3) erhöht.

GESAMTSTICKSTOFFGEHALT
(mg N/mg TG)
bei verschiedenen Beleuchtungsstärken
(Zea mays, 10 Tage alt)

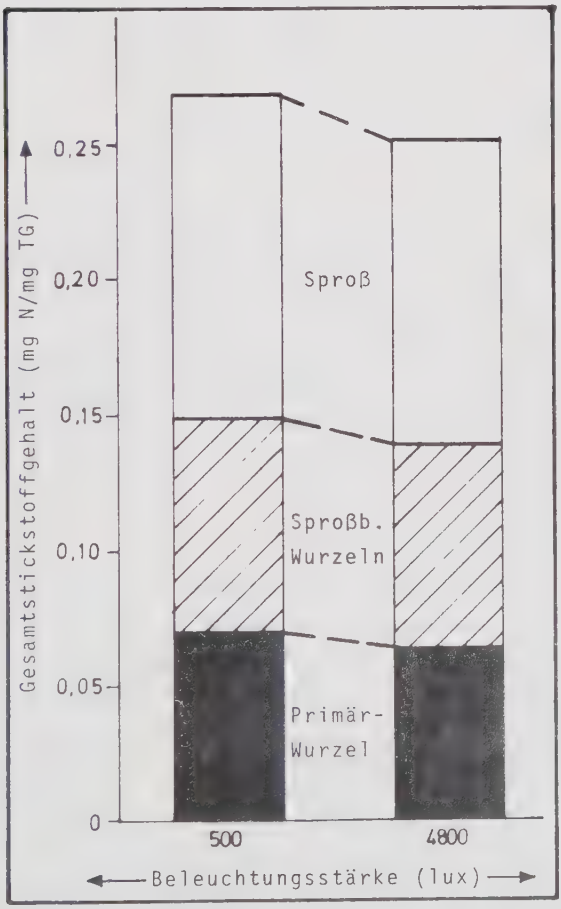


Abb. 3

Tabelle 3: PROZENTUALER GESAMTSTICKSTOFFGEHALT (mg N/mg TG)
Zea may, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken

	4 800 lux	500 lux
Sproß	100	106,6
Primärwurzel	100	108,5
Sproßbürtige Wurzeln	100	106,7
Pflanze	100	107,1

(4 800 lux = $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec,
500 lux = $1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec)

Ein Vergleich der Quotienten der Gesamtstickstoffgehalte Primärwurzel/Sproßbürtige Wurzeln ergab keinerlei Veränderungen auf Grund der verschiedenen Beleuchtungsstärken. Man kann deshalb annehmen, daß das Wurzelsystem einheitlich auf den Umweltfaktor Lichtintensität in seinem Gesamtstickstoffgehalt reagiert. Es ergeben sich ebenfalls keine Verschiebungen im Stickstoffgehalt zwischen Sproß und Wurzeln (Quotienten: Stickstoffgehalt Sproß/Wurzel), wie anhand der Tabelle 2 zu berechnen ist.

3. Pigmentgehalt des Sprosses

Da die stickstoffhaltigen Verbindungen im Sproß in besonderem Maße in die Pigmentmoleküle eingelagert sind, wurden die einzelnen Pigmentgehalte der unter den 3 verschiedenen Beleuchtungsstärken 10 Tage gewachsenen Maissprosse bestimmt.

Der Chlorophyll a, b und Carotinoidgehalt des gesamten Sprosses (γ/Sproß) vergrößert sich sehr gut signifikant bei größerer Strahlungsintensität (s. Tab. 4).

Aus der statistischen Beurteilung der Mittelwertdifferenzen (Duncan-Test) läßt sich ersehen, daß nur der Unterschied zwischen der am stärksten beleuchteten zu den beiden schwächer bestrahlten Pflanzengruppen statistisch abgesichert werden kann.

Tabelle 4: PIGMENTGEHALT (γ/Sproß)

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux ($x_{1,2,3}$)

	x_1	x_2	x_3	Statistische Beurt.d.Differenz		
	300 lux	500 lux	4 800 lux	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
Chl a	457	503	874	xxx	xxx	---
Chl b	107	129	210	xxx	xxx	---
Car	157	167	297	xxx	xxx	---

Tabelle 5: PIGMENTGEHALT (γ/g FG)

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux ($x_{1,2,3}$)

	x_1	x_2	x_3	Statistische Beurt.d.Differenz		
	300 lux	500 lux	4 800 lux	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
Chl a	550	600	815	xxx	xxx	---
Chl b	129	154	196	xxx	xxx	x
Car	189	200	277	xxx	xx	---
Chl a+b	675	754	1011	xxx	xxx	x
Chl a/b	4,0	3,9	4,2	---	---	---
Chl/Car	3,6	3,8	3,9	---	---	---

(300 lux = $1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec, 500 lux = $3{,}2 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec, 4 800 lux = $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec)

Eine Differenz von 200 lux scheint im Bereich von 300 - 500 lux keinerlei Einfluß auf die Pigmentsynthese zu haben. Die mit 4 800 lux beleuchteten Pflanzen unterscheiden sich sehr gut signifikant bei allen relativen Pigmentgrößen (γ/g FG) von den mit nur 300 bzw. 500 lux bestrahlten. Ein Unterschied zwischen den letzten beiden Pflanzengruppen läßt sich nur für den Chlorophyll b-gehalt und den Gesamtchlorophyllgehalt statistisch mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 % absichern.

Bei größerem Energieangebot im Bereich bis $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec erhöhen sich die relativen Pigmentgehalte (Chlorophyll a, b und Carotinoide: γ/g FG) eindeutig. Wird Licht nicht in ausreichender Intensität angeboten, verringern sich die Pigmentgehalte um etwa 20 - 30 %.

PIGMENTGEHALT
(γ/g FG)
bei verschiedenen Beleuchtungsstärken
(Zea mays, 10 Tage alt)

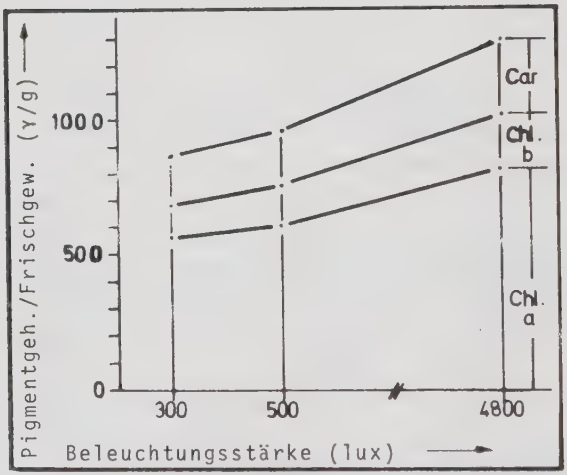


Abb. 4

Die Veränderung des Quotienten Chlorophyll a/Chlorophyll b verhält sich nicht so eindeutig wie die übrigen Analysengrößen. Mit statistischen Tests lassen sich die Mittelwertunterschiede nicht absichern. Wie zu ersehen ist, liegt die Tendenz vor, daß der Quotient bei den stärker beleuchteten Pflanzen (4 800 lux) höher ist als bei den beiden anderen Pflanzengruppen (300 und 500 lux).

Bei einem Energieangebot von $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec wird Chlorophyll a, bei geringeren Lichtintensitäten ($1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec) Chlorophyll b verstärkt gebildet.

Betrachtet man alle Pigmente, so werden Carotinoide bei Lichtmangel, Chlorophylle bei ausreichendem Lichtangebot bevorzugt synthetisiert.

4. Wachstum

Nach einer Berechnung (vgl. KLESCHNIN 1960) sind Strahlungsintensitäten von 60 - $120 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec für Entwicklungs- und Photosyntheseprozesse nötig. Eine Verminderung der Einstrahlung führt zur Verminderung der Pflanzenwerte, während die Erhöhung der Intensität nur einen unwesentlichen Effekt ergibt (Sättigungswert). Die Werte der beiden schwächer bestrahlten Versuchsgruppen liegen mit $1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec = 300 lux und $3{,}2 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec = 500 lux unter diesem Schwellenwert. Der mit $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec = 4 800 lux bestrahlte Standort liegt oberhalb des errechneten Wertes. Man kann deshalb davon ausgehen, diesen Standort als "normal-bestrahlt" zu bezeichnen, während die beiden anderen als "Mangel-Standorte" charakterisiert werden können.

Um physiologische Vergleichsgrößen bei unterschiedlichen, ökophysiologischen Bedingungen beurteilen zu können, bedarf es genauer Kenntnisse der Wachstumsreaktionen.

Mit steigenden Strahlungsintensitäten wird das Wachstum 10 Tage alter Maispflanzen gefördert. Bei Lichtmangel dagegen reagieren die Pflanzen mit vermindertem Wachstum.

"Normal" bestrahlte Maispflanzen bilden bei 10tägigem Wachstum 4-5 Blätter aus, während schwächer bestrahlte nur 3 Blätter entwickelt haben.

Das Sproßwachstum wird in der Länge, im Frisch- und Trockengewicht und im relativen Trockengewicht (% TG von FG) sehr gut

Tabelle 6: SPROSSWACHSTUM

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux ($x_{1,2,3}$)

	x_1	x_2	x_3	Statistische Beurt.d.Differenz		
	300 lux	500 lux	4 800 lux	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
Länge (cm)	22,54	22,72	26,42	xxx	xxx	---
FG (g)	0,8072	0,8276	1,0756	xxx	xxx	x
TG (g)	0,0329	0,0342	0,0744	xxx	xxx	---
$\frac{TG}{FG}$ (%)	6,02	6,16	7,29	xxx	xxx	---
Länge d. 1. Internodiums (cm)		2,12	2,87		x	

Tabelle 7: WURZELWACHSTUM

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux ($x_{1,2,3}$)

	x_1	x_2	x_3	Statistische Beurt.d.Differenz		
	300 lux	500 lux	4 800 lux	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
Primärwurzel:						
Länge (cm)	30,61	31,42	33,96	xxx	xxx	---
FG (g)	0,4108	0,4256	0,4406	xx	xx	x
TG (g)	0,0216	0,0227	0,0263	xx	xx	---
$\frac{TG}{FG}$ (%)	5,02	5,23	5,99	---	---	---
Sproßb.Wurzeln:						
Anzahl	3,98	4,13	5,6	xxx	xxx	---
Länge (cm)	21,80	23,20	27,00	xxx	xxx	x
FG (g)	0,2501	0,2944	0,5013	xxx	xxx	x
TG (g)	0,0149	0,0165	0,0295	xxx	xxx	---
$\frac{TG}{FG}$ (%)	5,03	5,20	5,84	---	---	---

signifikant vermehrt. Ebenso wird die Länge des 1. Internodiums durch ein ausreichendes Energieangebot vergrößert.

Entsprechend dem Sproßwachstum der Pflanzen verhält sich auch das Wurzelsystem. Nach KAUSCH (1966) kann man bei der Bewurzelung einer Maispflanze von einem "Maiswurzeltyp" sprechen, bei dem das primäre und sproßbürtige Wurzelsystem dauernd nebeneinander bestehen bleibt. Es erschien deshalb sinnvoll, Primärwurzel und sproßbürtiges Wurzelsystem getrennt zu erfassen.

Das Wurzelsystem wird mit zunehmender Strahlungsintensität (im Bereich von $1{,}9 \cdot 10^3$ - $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec) sehr signifikant länger und schwerer.

FRISCH- UND TROCKENGEWICHT

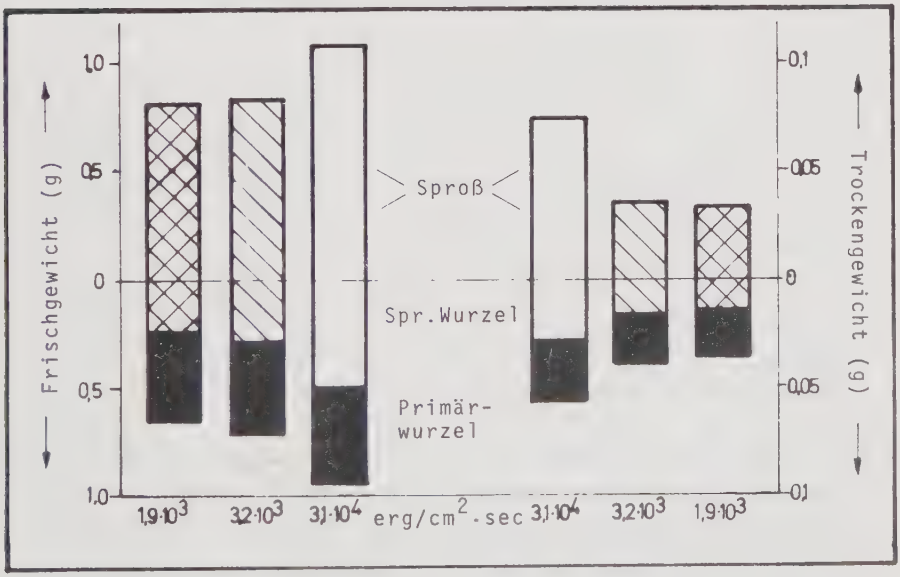


Abb. 5

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Strahlungsintensitäten

$3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec

$3{,}2 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec

$1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec

Der Wassergehalt, bzw. der prozentuale Trockengewichtsanteil am Frischgewicht ($\frac{TG}{FG}$ %) bleibt im Wurzelsystem nahezu unverändert, während im Sproß der Anteil des Trockengewichtes am Frischgewicht bei den ausreichend bestrahlten Pflanzen gestiegen ist.

Wie Tab. 8 zeigt, reagiert das Wurzelsystem in sich unterschiedlich. Mit Hilfe der Quotienten Primärwurzel/Sproßbürtige Wurzeln für die einzelnen Vergleichsgrößen, lassen sich die Verlagerungen erkennen. Länge, Frischgewicht und Trockengewicht verändern sich mit zunehmender Lichtintensität sehr gut oder gut signifikant zu Gunsten der sproßbürtigen Wurzeln, d.h. die Quotienten werden kleiner.

Tabelle 8: QUOTIENTEN PRIMÄRWURZEL/SPROSSBÜRTIGE WURZELN
Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux ($x_{1,2,3}$)

	x_1	x_2	x_3	Statistische Beurt.d.Differenz		
	300 lux	500 lux	4 800 lux	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
Länge (cm)	1,40	1,35	1,26	xx	xx	x
FG (g)	1,76	1,45	0,88	xxx	xxx	x
TG (g)	1,45	1,38	0,89	xxx	xxx	x
$\frac{TG}{FG}$ (%)	1,00	1,01	1,03	---	---	---

Erst bei ausreichender Lichtintensität wird das sproßbürtige Wurzelsystem verstärkt gebildet. Die Primärwurzel hat in der Mangelsituation relativ größere Bedeutung.

Das Sproß-Wurzel-Verhältnis charakterisiert recht deutlich den physiologischen Zustand der Pflanze (KAUSCH 1959 und BROUWER 1967).

Die Frisch-, Trockengewicht- und relativen Trockengewichtquotienten verändern sich sehr gut signifikant, wenn die beiden schwächer bestrahlten Pflanzengruppen als eine einzige Probe be-

Tabelle 9: QUOTIENTEN SPROSS/PRIMÄRWURZEL

Zea mays, 10 Tage alt bei verschiedenen Beleuchtungsstärken in lux ($x_{1,2,3}$)

	x_1	x_2	x_3	Statistische Beurt.d.Differenz		
	300 lux	500 lux	4 800 lux	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
Länge (cm)	0,736	0,723	0,778	---	---	---
FG (g)	1,965	1,945	2,441	xxx	xxx	---
TG (g)	1,523	1,507	2,829	xxx	xxx	---
$\frac{TG}{FG}$ (%)	1,199	1,179	1,300	xxx	xxx	---

trachtet und sie mit der stärker bestrahlten verglichen werden.

Wie die Quotientenvergleiche von Sproß/Wurzel zeigen, verkleinern sich die Werte bei Lichtmangel. Das Wurzelsystem wird im Wachstum gegenüber dem Sproß bevorzugt (Abb. 6), während bei einem ausreichenden Lichtangebot das Sproßwachstum relativ gesehen gefördert wird.

5. Zusammenfassung zu I

Um die Stickstoffverhältnisse in der Pflanze und ihre stoffwechselphysiologische Situation in Abhängigkeit vom Kohlenhydratstoffwechsel zu untersuchen, wurde der Gesamtstickstoffgehalt, der Pigmentgehalt und das Wachstum bei ausreichendem und mangelhaftem Energieangebot nach 10tägigem Wachstum bestimmt.

Der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/Pflanze oder Organ) wird durch nicht ausreichende Strahlungsintensität geringfügig beeinflußt. Durch Lichtmangel wird der relative Stickstoffgehalt (mg N/mg TG) um ca. 6 - 8 % erhöht.

SPROSS/WURZEL QUOTIENTEN
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichen Lichtintensitäten

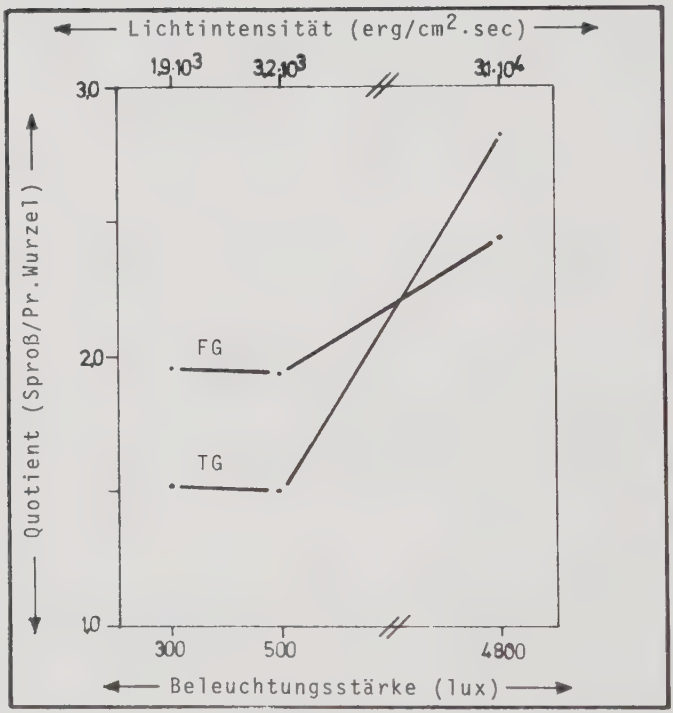


Abb. 6

Der Pigmentgehalt und das Wachstum sind bei schwacher Beleuchtungsstärke (300 und 500 lux = 1,9 und $3{,}1 \cdot 10^3$ erg/cm^2.sec) geringer als bei ausreichender Bestrahlung. In der Mangelsituation wird das Wurzelsystem im Wachstum gegenüber dem Sproß bevorzugt.

II. Wachstum und Stickstofffraktionen bei unterschiedlichem Stickstoffangebot in der Nährlösung

1. Methodisches

Da der Stickstoff neben Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff der am häufigsten vorkommende atomare Baustein pflanzlicher Substanzen ist, benötigen Pflanzenzellen dementsprechend einen bestimmten Bedarf an diesen Elementen. Höhere Pflanzen assimilieren anorganischen Stickstoff und bauen ihn in den Proteinen, den Nukleinsäuren, den Aminosäuren und den Aminen, sowie in heterozyklischer Bindung in den Stickstoff-Basen ein. Da vorangegangene Arbeiten (ERNST, unveröffentlichte Staatsexamensarbeit 1968) ergeben hatten, daß die Wurzelentwicklung in umgekehrter Relation zur Stickstoffzufuhr variiert, interessierte das Wurzelwachstum in besonderem Maße.

Die Versuchspflanzen wurden in Wasserkulturen dem unterschiedlichen Stickstoffangebot ausgesetzt, um die Entwicklung der Wurzeln der optischen Beobachtung und Auswertung zugänglich zu machen. Der äußere Stoffwechsel, d.h., der Austausch von Stoffen zwischen dem Organismus und der Umgebung, konnte ständig kontrolliert werden und das jeweilige Stickstoffangebot der Versuchspflanze über den Zeitraum von 10 Tagen in gleicher Konzentration angeboten werden.

Da die lebende Pflanze ein dynamisches System ist, muß außerdem der Transport und die Umsetzung der stickstoffhaltigen Substanzen im ganzen Pflanzenorganismus (Intermediärstoffwechsel) analysiert und ausgewertet werden, um die Auswirkung der verschiedenen Stickstoffangebote aufzeigen zu können.

Wachstum und Stickstofffraktionen wurden für Sproß und Wurzeln jeweils getrennt bestimmt und zur Ermittlung der Wechselbeziehung miteinander verglichen.

In zahlreichen Vorversuchen (Substrat: Vermiculit) mit Vollnährlösungen und stickstofflosen Nährlösungen wurde nachgewiesen, daß ein Fehlen von Stickstoff im Substrat das Pflanzenwachstum und den Stoffwechsel deutlich beeinflußt.

Tabelle 10: WACHSTUM
Zea mays, 10 Tage alt bei N-mangel im Substrat

	Voll-Nährlösung	N-freie Nährlösung	Statistische Beurt.
Sproß			
Länge (cm)	24,66	19,44	x
FG (g)	0,890	0,563	xxx
TG (g)	0,0678	0,0573	x
Wasser-gehalt (g)	0,820	0,597	xx
$\frac{TG}{FG}$ (%)	6,15	7,16	xx
Länge d. 1. Internodium	2,57	3,31	xxx
Wurzel			
FG (g)	1,135	1,426	xxx
TG (g)	0,0819	0,1175	xx
Primärwurzel			
Länge (cm)	36,01	35,23	---
FG (g)	0,364	0,427	xx
TG (g)	0,0291	0,0296	---

Totaler Stickstoffmangel im Substrat bewirkt bei 10 Tage alten Maispflanzen einen signifikanten Wachstumsabfall beim Sproß. Das gesamte Wurzelsystem vergrößert sich dagegen bei mangelndem Stickstoffangebot.

Obwohl pro Sproß die gleichen Pigmentmengen synthetisiert werden, erhöhen sich die relativen Pigmentgehalte (γ/g FG) bei Stickstoffmangel sehr gut signifikant (Tab. 11).

Durch den Stickstoffmangel verändert sich der Quotient Chlorophyll a/b unwesentlich zu Gunsten des Chlorophyll-b-gehaltes. Chlorophylle werden verstärkt gegenüber Carotinoiden gebildet.

Der pro Pflanze analysierte Gesamtstickstoffgehalt verringert sich gut signifikant nach 10tägigem Wachstum ohne Stickstoff-

Tabelle 11: PIGMENTGEHALT (γ/g FG)
Zea mays, 10 Tage alt

	Voll-Nährlösung	N-freie Nährlösung	Statistische Beurt.
Chlorophyll a	529	711	xxx
Chlorophyll b	123	173	xxx
Carotinoide	229	262	x
Chlorophyll a+b	652	884	xxx
Gesamtpigmente	881	1146	xxx
Chlorophyll a/b	4,3	4,0	---
Chlorophyll/ Carotinoide	3,1	3,4	x

Tabelle 12: GESAMTSTICKSTOFFGEHALT
Zea mays, 10 Tage alt

	Voll-Nährlösung	N-freie Nährlösung	Statistische Beurt.
Sproß			
mg N/Sproß TG	0,89570	0,6644	xxx
mg N/mg TG	0,09394	0,09194	---
Primär-Wurzel			
mg N/Pr.W. TG	0,18107	0,20134	xxx
mg N/mg TG	0,05617	0,05638	---
spr.Wurzel			
mg N/spr.W. TG	0,34080	0,36640	x
Pflanze			
mg N/Pflanze TG	1,57370	1,34590	xx

angebot (Tab. 12). Durch das Fehlen von Stickstoff im Substrat verändert sich der relative Stickstoffgehalt (mg N/mg TG) nur unwesentlich.

Der Gesamtstickstoffgehalt des Sprosses verringert sich, während sich der Stickstoffgehalt in der Wurzel (Primärwurzel

sehr gut signifikant, sproßbürtige Wurzeln signifikant) erhöht. Der durch das Fehlen von Stickstoff im Substrat hervorgerufene, geringe Gesamtstickstoffgehalt konzentriert sich innerhalb der Pflanze stärker in der Wurzel.

Um die direkte Beeinflußbarkeit dieser Analysengrößen des Wachstums und des Stoffwechsels von zusätzlichen Stickstoffgaben im Nährsubstrat nachzuweisen, wurde sowohl der Pflanzengruppe mit der vollständigen Nährlösung als auch der mit der stickstofffreien Nährlösung 2malig zusätzlich Stickstoff im Substrat angeboten.

Aus versuchstechnischen Gründen konnte der Wachstumszustand nur auf das Sproß-Frischgewicht und die Sproßlänge bezogen werden. Für diese Versuche ergibt sich ein eindeutiger Wachstumsverlauf (vgl. Abb. 7).

Nach 10tägigem Wachstum bei ausreichendem Stickstoffangebot (Vollnährlösung) vom ersten Tag an zeigen sowohl das Frischgewicht als auch die Länge der Maissprosse deutliche Maxima. Bietet man den Pflanzen ein- oder zweimal zusätzlich 5 ml konzentrierte Vollnährlösung an, so verringern sich die Mittelwerte bei beiden Bezugsgrößen. Eine ausreichende vollständige Nährlösung scheint ein Wachstumsmaximum hervorzurufen, während anfänglicher oder bleibender Stickstoffmangel eine deutliche Wachstumsverminderung bewirkt.

Bei mangelhafter, anfänglicher Stickstoffversorgung vergrößert sich der Gesamtpigmentgehalt pro g Frischgewicht deutlich. Zusätzliche Stickstoffgaben bei ausreichendem Nährstoffangebot bewirken einen geringeren Pigmentabbau.

Mit Hilfe dieser Versuchsreihen konnte gezeigt werden, daß 10 Tage alte Maispflanzen empfindlich auf unterschiedliche Stickstoffangebote im Nährsubstrat reagieren. Es schien daher angebracht, in weiteren Versuchsreihen mit mehreren unterschiedlichen Stickstoffangeboten experimentell zu arbeiten.

Da auf Grund der komplexen Versuchsplanung einer Gruppe von Maispflanzen das Endosperm entfernt wurde, mußte ein 20 %iges

WACHSTUM UND PIGMENTGEHALT

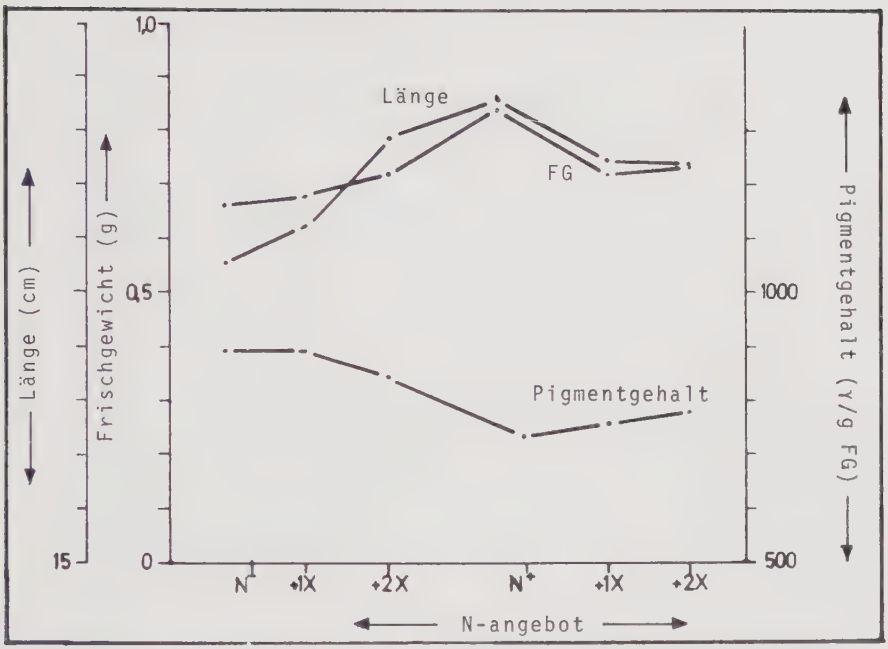


Abb. 7

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot

N+ = vollständige Nährlösung, N- = ständiger N-Mangel, +1x = zusätzliche N-gabe am 7. Tag, +2x = zusätzlich 2 N-gaben am 5. und 7. Tag

Stickstoffangebot als niedrigste Stickstoffgabe angeboten werden.

In Hinsicht auf später zu erfolgende Regressionsanalysen wurden als weitere Stickstoffabstufungen äquidistante Stützstellen gewählt: 20 %-, 100 %-, 180 %- und 260 %-Stickstoffanteil an der Nährlösung. Der 100 %ige Stickstoffanteil entspricht demjenigen der Vollnährlösung nach Hoagland.

Durch Blindversuche, bei denen anstelle der Stickstoffmengen jeweils entsprechende Zuckerkonzentrationen zu den übrigen Nährlösungen hinzugegeben wurden, konnte nochmals verdeutlicht werden, daß die Veränderung der ermittelten Versuchswerte allein auf das unterschiedliche Stickstoffangebot und nicht etwa auf eine erhöhte Osmolarität der Nährlösung zurückzuführen war.

Die im vorliegenden Kapitel behandelten Ergebnisse wurden mit Hilfe der faktoriellen Varianzanalyse und des Duncan-Tests statistisch abgesichert.

2. Wachstum

Da das Pflanzenmaterial, das bei der Beantwortung der Fragestellung verwendet wurde, in Wasserkulturen 10 Tage in der Klimakammer bei den jeweiligen Versuchsbedingungen gewachsen war, konnte der Wachstumsverlauf sowohl der Maissprosse als auch der Maiswurzeln optisch beobachtet und protokolliert werden.

Tabelle 13: SPROSSLÄNGENWACHSTUM (cm)
Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot

	Tage				
	0	3	5	7	10
20 % N	-	3,74	4,96	11,00	14,98
100 % N	-	2,54	3,66	8,70	14,00
180 % N	-	3,53	4,24	8,64	13,67
260 % N	-	3,11	4,11	8,84	10,96

Diese aus 5 Versuchsreihen errechneten Mittelwerte sind schwer interpretierbar, da die Sproßlängen sich nach 10 Tagen für 3 Versuchsgruppen (20 %, 100 %, 180 % N) nur zufällig voneinander unterscheiden.

SPROSSLÄNGE
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem N-angebot

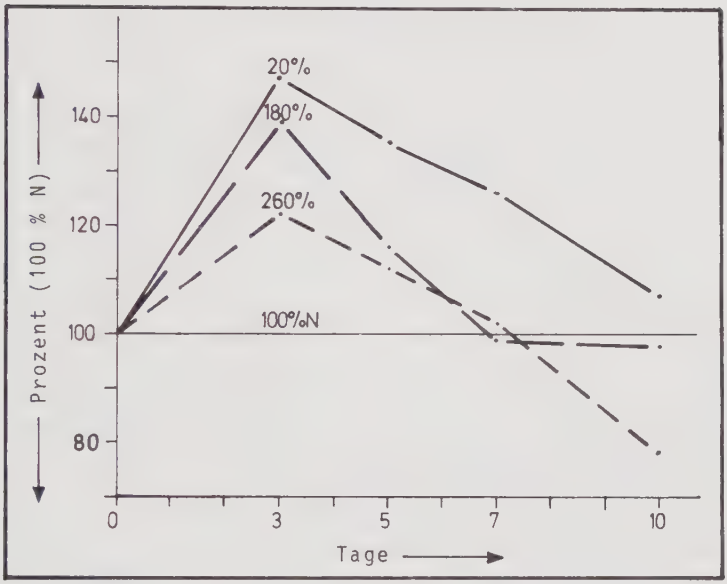


Abb. 8

Wählt man die vollständige Nährlösung (100 % N) als Bezugspunkt und setzt die übrigen Mittelwerte in Relation, so lassen sich dennoch typische Wachstumsverläufe feststellen (Abb. 8).

Nach den ersten 3 Tagen haben alle 3 Pflanzengruppen deutlich größere Sproßlängen als die Bezugspflanzen. Ab dem 7. Tag entspricht das Sproßwachstum der mit 100 % dem mit 180 % Stickstoff versorgten Pflanzengruppen. Wenn das Stickstoffgleichgewicht in der Nährlösung gestört ist (Abweichungen von der Vollnährlösung), scheinen die Sprosse solange verstärkt zu wachsen, bis sich ab dem 10. Tag die angebotsspezifischen Wachstumszustände manifestieren.

Die Wachstumsverhältnisse der Wurzeln während der 10tägigen Versuchsdauer sind in der Tabelle 14 festgehalten, die Wurzellängenmittelwerte aus 5 Versuchsreihen zusammengefaßt.

Tabelle 14: WURZELLÄNGENWACHSTUM
Zea mays, 10 Tage bei unterschiedlichem N-angebot

	Tage					
	3	4	5	6	7	10
20 % N	4,62	5,33	6,05	7,47	11,23	18,63
100 % N	3,05	4,69	6,47	7,70	7,93	15,38
180 % N	4,01	5,20	5,73	7,81	9,25	12,90
260 % N	3,40	4,22	4,52	5,57	8,23	10,43

Ab dem 7. Tag ergeben sich gut signifikante Unterschiede zwischen den 4 Versuchsgruppen. Das Ergebnis der Vorversuche wird bestätigt: je mehr Stickstoff den Maispflanzen angeboten wird, desto kleiner bleiben die Maiswurzeln.

Wie die Abbildung 9 deutlich erkennen läßt, manifestieren sich die Wachstumsunterschiede vom 7. bis 10. Tag eindeutig. Wird die Wurzellänge, wie dies in der Abbildung geschehen ist, auf die Mittelwerte der in Stickstoffmangel gewachsenen Maispflanzen bezogen, so ist zu erkennen, daß ein extrem hohes Stickstoffangebot von 260 % das Wurzellängenwachstum sehr gut signifikant über die gesamte Versuchsdauer hemmt.

Die Wachstumsverläufe der Sproß- und Wurzellänge bei unterschiedlichen Stickstoffangeboten zeigen nach Schwankungen während der 10tägigen Versuchsdauer gegen Ende der Versuche signifikante Längenunterschiede. Innerhalb der Versuchsdauer vergrößern sich die Maispflanzen sowohl in der Sproß- als auch in der Wurzellänge linear oder exponentiell. Dabei lassen sich deutliche, rhythmische Schwankungen in der Wachstumsaktivität der Wurzel erkennen.

Die Wahl des Versuchszeitraumes von 10 Tagen wird bestätigt.

WURZELLÄNGE
(Zea mays, 10 Tage)
bei unterschiedlichem N-angebot

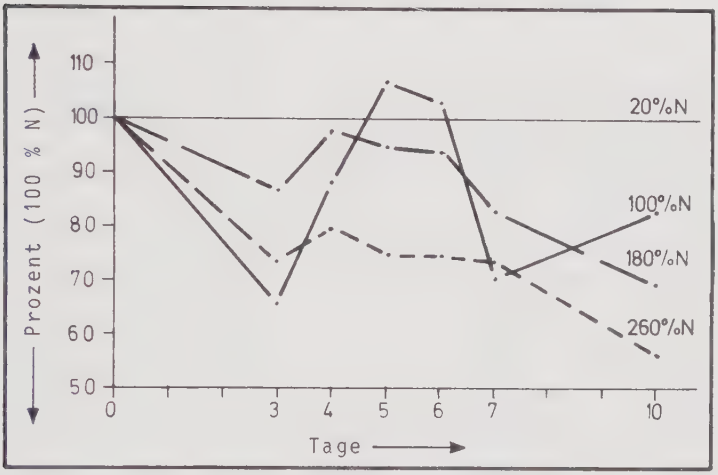


Abb. 9

Die Auswertung für das Sproßwachstum am Versuchsende zeigt (Tab. 15) Mittelwerte aus 8 Versuchen mit jeweils 6 Pflanzenwerten je Stichprobe. Die Werte stellen Gesamtmittelwerte dar, die aus der Verrechnung der Faktoren Stickstoffgabe und Versuchswiederholung ermittelt wurden, ohne andere Faktoren der Fragestellung zu berücksichtigen.

Bei der statistischen Beurteilung wird einmal das mittlere Quadrat der Variabilität zwischen den Stickstoffangeboten auf Signifikanz gegen den Versuchsfehler getestet, die Variable Stickstoffangebot auf Polynomanpassung berechnet und die Differenzbeträge der einzelnen Mittelwerte mit dem "multiplen range-Test" nach Duncan abgesichert.

Die Sproßlänge verändert sich gut signifikant bei den 4 verschiedenen Stickstoffangeboten. Die Abhängigkeit läßt sich

Tabelle 15: SPROSSWACHSTUM

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	Statistische Absicherung								
					$\frac{MQ_N}{R}$	Variable			Differenzbeträge					
	20% N	100% N	180% N	260% N		l	q	c	x_1-x_4	x_1-x_3	x_1-x_2	x_2-x_4	x_2-x_3	x_3-x_4
Länge (cm)	9,99	9,91	9,08	6,86	xx	xx	xx	--	xxx	---	---	xxx	---	x
FG (g)	0,21487	0,24468	0,22118	0,12993	x	x	x	--	xxx	---	x	xxx	x	xxx
TG (g)	0,02114	0,02124	0,01964	0,01408	xx	xx	xx	--	x	---	---	x	---	---
Fläche (cm^2)	6,138	9,688	7,704	4,779	x	x	x	--	x	x	xx	xx	xx	

Tabelle 16: WURZELWACHSTUM

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	Statistische Absicherung								
					$\frac{MQ_N}{R}$	Variable			Differenzbeträge					
	20% N	100% N	180% N	260% N		l	q	c	x_1-x_4	x_1-x_3	x_1-x_2	x_2-x_4	x_2-x_3	x_3-x_4
Länge (cm)	12,30	10,32	11,71	7,68	xx	xx	x	xx	x	---	---	---	---	x
FG (g)	0,15429	0,14762	0,12722	0,97430	x	x	x	--	x	---	---	x	---	x
TG (g)	0,008602	0,006918	0,006123	0,004356	xx	xx	--	--	x	---	---	---	---	---

einem Polynom 2. Grades anpassen, wie Abbildung 10 verdeutlicht. Die Sproßlängen bei 20 %, 100 % und 180 %-Stickstoffangebot unterscheiden sich wenig voneinander, während sich alle drei sehr gut von der Sproßlänge bei einem 260 %igen Angebot absichern lassen. Eine Sproßlänge von 9,99 - 9,08 cm wird durch ein noch größeres Überangebot an Stickstoff auf 6,86 cm vermindert.

Während sich die Mittelwertdifferenzen der Sproßflächen statistisch gut gegeneinander absichern lassen, kann mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von nur 5 % die Stickstoffabhängigkeit bewiesen werden. Bei der Vollnährlösung (100 % N) haben 10 Tage alte Maispflanzen ein deutliches Maximum an Sproßfläche. Der Kurvenverlauf entspricht einer Optimumkurve, da bei jeder Veränderung des Stickstoffangebotes die Sproßfläche verringert wird.

Die Stickstoffabhängigkeit der Sproßfrischgewichte zeigt einen ähnlichen Kurvenverlauf (Abb. 11): Optimum bei einem 100 %igem Stickstoffangebot. Die extrem hohe Stickstoffgabe von 260 % scheint dagegen stark hemmend auf das Wachstum zu wirken. Durch den Kurvenverlauf der Trockengewichte wird dies bestätigt. Während sich die Mittelwerte der ersten beiden Gruppen nur zufällig unterscheiden, verringern sich die Sproßtrockengewichte bei 260 % Stickstoff signifikant auf 14,084 mg. Das Sproßwachstum hat bei 100 %igem Stickstoffangebot ein Optimum und wird bei extrem hohen Stickstoffgaben gehemmt.

Anders verhält sich das Wurzelsystem. Länge, Frisch- und Trokkengewicht haben bei Stickstoffmangel (20 % N) ihre größten Werte (Tab. 16 und Abb. 12) und nehmen linear (TG) ab.

Auf Grund des Duncan-Testes sind die Mittelwerte der Wurzellängen für ein 20 %, 100 % und 180 %iges Stickstoffangebot nur zufällig voneinander verschieden. Lediglich die Hemmung der Wurzellänge auf 7,68 cm bei höchster Stickstoffgabe unterscheidet sich signifikant von den drei anderen Gruppen.

Je mehr Stickstoff den Maispflanzen im Substrat geboten wird, um so geringer werden Frisch- und Trockengewichte. Die Stick-

SPROSSLÄNGE UND SPROSSFLÄCHE

(Zea mays, 10 Tage alt) bei unterschiedlichem N-angebot

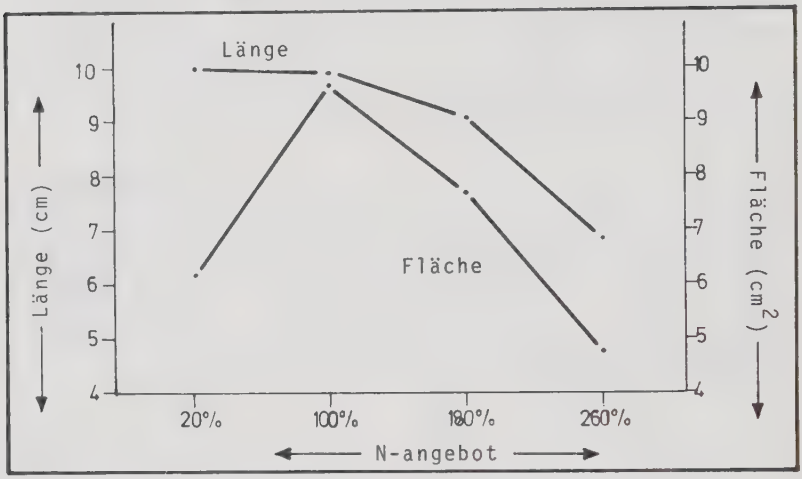


Abb. 10

FRISCH- UND TROCKENGEWICHT

(Zea mays-Sproß, 10 Tage alt) bei unterschiedlichem N-angebot

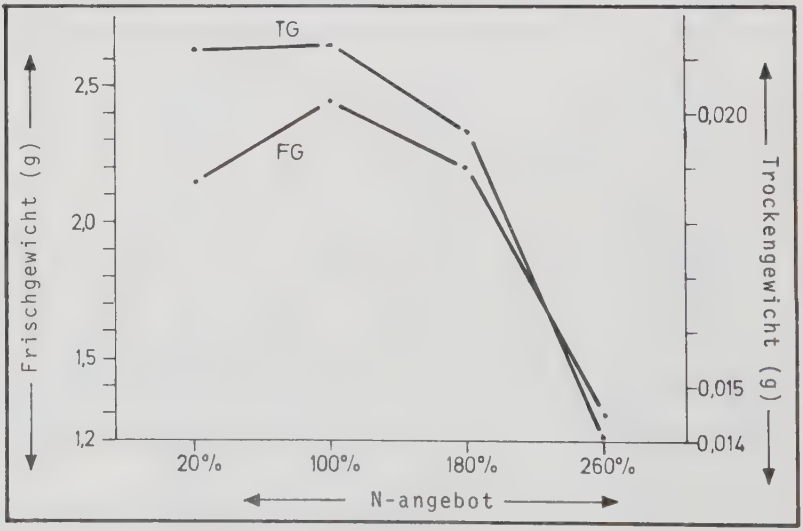


Abb. 11

WURZELWACHSTUM
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem N-angebot

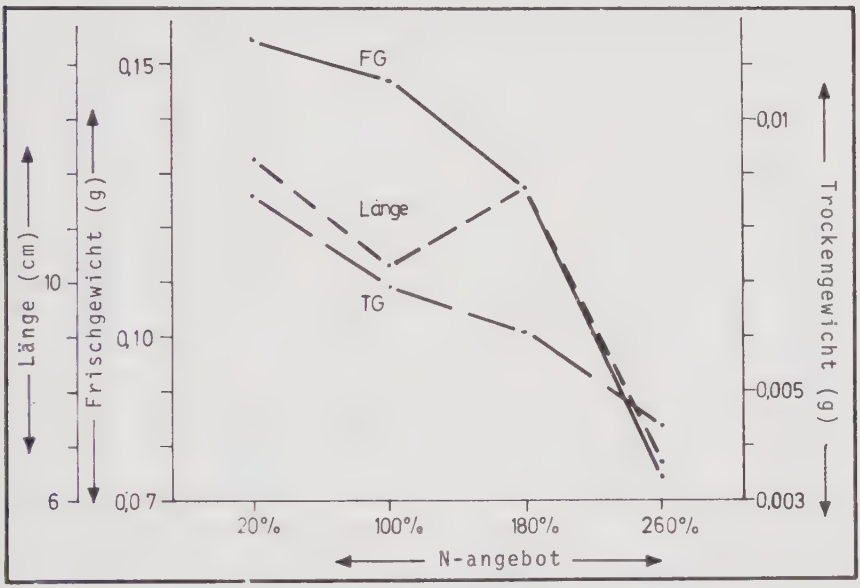


Abb. 12

stoffabhängigkeit ist in beiden Fällen statistisch abgesichert und kann gut signifikant einer Geraden (TG) und einem Polynom 2. Grades (FG) angeglichen werden.

Das Trockengewicht bezogen auf die Länge (mg TG/cm) 10 Tage alter Maissprosse zeigt eine deutliche Stickstoffabhängigkeit in Form einer Optimumkurve mit Wendepunkt für ein Stickstoffangebot von 180 % (Tab. 17). Im Wurzelsystem ergibt sich ein umgekehrtes Bild, da die Maiswurzeln ein Minimum bei 180 % Stickstoff haben. Der prozentuale Trockengewichtsanteil am Frischgewicht ($\frac{TG}{FG} \cdot 100$) kann ebenfalls mit Hilfe des Wassergehaltes interpretiert werden. Sowohl der Wurzel- als auch der Sproßwassergehalt erreichen ihre größten Werte (0,28593 g, 0,22275 g)

Tabelle 17: WASSERGEHALT UND "SPEZIFISCHES" GEWICHT

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	$\frac{MQ_N}{R}$	Statistische Beurteilung Differenzbeträge					
	20% N	100% N	180% N	260% N		$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
Sproß											
Wassergehalt (g)	0,19286	0,22275	0,20085	0,11634	xx	x	---	---	xx	---	x
$\frac{TG}{FG}$ (%)	9,74	8,58	8,84	10,78	x	---	x	xx	xxx	---	xxx
mg TG/cm	2,103	2,133	2,153	2,043	x	xx	xx	---	xxx	---	xxx
Wurzel											
Wassergehalt (g)	0,14469	0,28593	0,12097	0,06944	xx	x	---	xxx	xxx	xxx	xxx
$\frac{TG}{FG}$ (%)	5,49	4,69	4,77	5,84	x	---	x	xx	xx	---	xx
mg TG/cm	0,684	0,663	0,518	0,557	xx	xx	xxx	---	xx	xxx	---

Tabelle 18: QUOTIENTEN: SPROSS/WURZEL

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	$\frac{MQ_N}{R}$	Statistische Beurteilung Differenzbeträge					
	20% N	100% N	180% N	260% N		$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
Länge (cm)	0,821	0,952	0,769	0,892	x	x	x	xx	x	xxx	xx
FG (g)	1,386	1,674	1,739	1,751	xx	xx	xx	x	---	---	---
TG (g)	2,448	3,071	3,206	3,223	xx	xxx	xxx	xxx	x	---	---

SPROSS-WURZEL-QUOTIENTEN
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem N-angebot

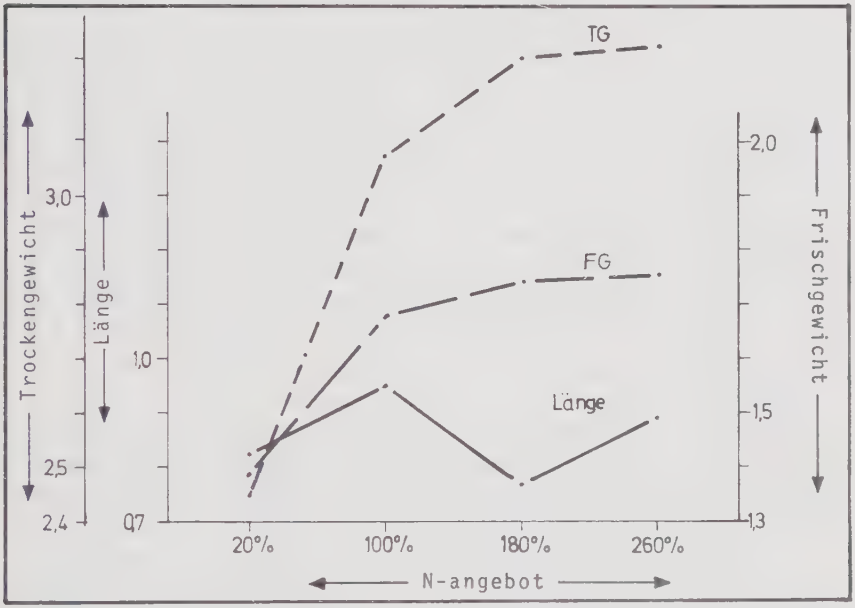


Abb. 13

bei solchen Pflanzen, die in Vollnährlösung gewachsen sind. Das Wurzelsystem zeigt eine ausgeprägtere Abhängigkeit des Wassergehaltes vom Stickstoffangebot (sehr gute Signifikanz der Mittelwertdifferenzen). Um zu klären, in welcher Weise ein unterschiedliches Stickstoffangebot die Relation Sproß/Wurzel beim Wachstum beeinflussen kann, sind Quotienten bestimmt worden (Tab. 18).

Die Verlagerungen innerhalb der Pflanze sind für die Bezugsgrößen Frisch- und Trockengewicht eindeutig (gut signifikant). Bei höherem Stickstoffangebot wird der Quotient vergrößert, d.h.

das Sproßwachstum wird gegenüber der Wurzel gefördert. Asymptotisch nähern sich die Kurvenverläufe für beide Bezugsgrößen einem Sättigungswert, einem konstanten Sproß-Wurzel-verhältnis (Abb. 13).

Das Längenwachstum erscheint nicht so geeignet wie die übrigen Vergleichsgrößen, eine Veränderung des Wachstums junger Maispflanzen durch unterschiedliche Stickstoffangebote darzustellen.

Ein 100 %iges Stickstoffangebot in der Nährlösung (vollständige Nährlösung) ermöglicht dem Maissproß ein optimales Wachstum. Extrem hohe Stickstoffgaben wirken eindeutig hemmend. Die Wurzel zeigt bei niedrigem Stickstoffangebot ihre größte Entwicklung und nimmt nahezu linear mit höherem Stickstoffgehalt in der Nährlösung ab. Wie der Quotientenvergleich beweist, wird durch höheres Stickstoffangebot das Sproßwachstum gefördert.

3. Photosynthese- und Atmungsmessungen

Die Wachstumsergebnisse werden durch die Messungen der wichtigsten physiologischen Stoffwechselabläufe im Sproß (Photosynthese) und in der Wurzel (Atmung) vervollständigt. Photosynthese und Atmung beeinflussen das Wachstum in besonderem Maße.

Bei 3 Versuchsreihen wurden nach 10tägigem Wachstum die Photosynthesewerte der Sprosse und die Atmungswerte der Wurzeln bei den jeweiligen Versuchsbedingungen mit Hilfe der direkten Manometrie nach Warburg (siehe Methodenteil) bestimmt. Da jede Versuchsgruppe aus jeweils 6 Versuchspflanzen bestand, können die Ergebnisse auf Grund der statistischen Beurteilung als abgesichert betrachtet werden (Tab. 19).

Der absolute Sauerstoffverbrauch der gesamten Wurzeln kann auf Grund der hohen Standardabweichungen (bzw. Varianzen) der einzelnen Mittelwerte statistisch nicht abgesichert werden. Bei größerem Stickstoffangebot in der Nährlösung erhöht sich aber der relative Sauerstoffverbrauch (µl/mg TG und µl/mg N), wie die Abbildung 14 verdeutlicht. Dabei unterscheidet sich besonders der Atmungswert bei 260 % Stickstoff, dem extrem hohen

Tabelle 19: PHOTOSYNTHESE UND ATMUNG

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	Statistische Beurt.d.Differenz											
					$\frac{MQ_N}{R}$	Polynom l	q	c	$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
	20% N	100% N	180% N	280% N										
Photosynthese-Sproß														
0_2 µl/h	22,789	24,581	24,428	23,971	x	x	x	--	---	---	---	---	---	---
0_2 µl/h/mg TG	1,078	1,157	1,244	1,702	xx	xx	x	--	x	---	---	x	---	x
0_2 µl/h/mg N	19,300	20,582	19,824	29,112	xx	xx	xx	xx	xxx	---	---	xxx	---	xxx
0_2 µl/h/cm^2	3,722	2,537	3,171	5,016	xx	xx	xx	x	xx	---	x	xxx	---	xx
Atmung-Wurzel														
0_2 µl/h	1,847	1,680	1,709	1,872	--	--	--	--	---	---	---	---	---	---
0_2 µl/h/mg TG	0,215	0,243	0,279	0,430	xx	xx	xx	--	xxx	---	---	xxx	---	xxx
0_2 µl/h/mg N	4,913	5,950	5,253	6,717	xx	xx	xx	--	xx	---	---	xx	---	xxx

ATMUNG
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem N-angebot

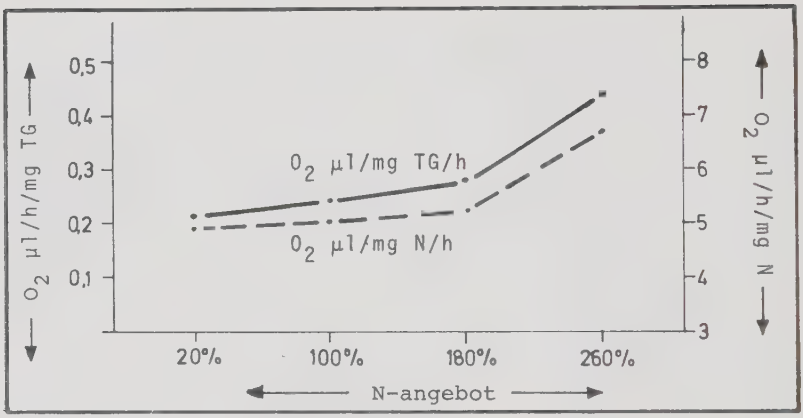


Abb. 14

PHOTOSYNTHESE
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem N-angebot

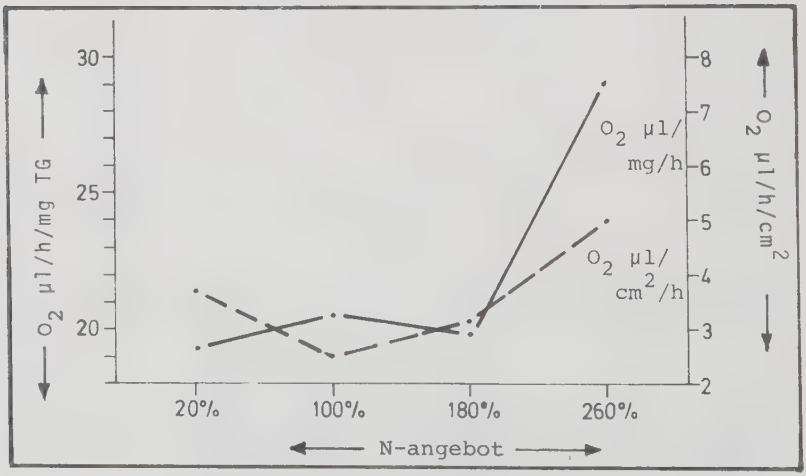


Abb. 15

Stickstoffangebot, von den übrigen Mittelwerten. Obwohl das Wurzelwachstum gehemmt ist, wird die Atmungsaktivität gerade bei diesen Versuchsbedingungen gefördert. Der erhöhte Sauerstoffverbrauch muß daher von anderen Stoffwechselaktivitäten verursacht werden.

Sehr deutlich werden auch die Photosynthesewerte (Tab. 19) bei diesem extrem hohen Stickstoffangebot in der Nährlösung erhöht. Dies trifft für alle relativen Vergleichsgrößen zu: O_2 µl/h/mg Trockengewicht, O_2 µl/h/mg Stickstoff und O_2 µl/h/cm^2. Wie an Abbildung 15 verdeutlicht, wird die geringste Photosyntheserate pro cm^2 bei den Maispflanzen gefunden, die in vollständiger Nährlösung (100 %igem N-angebot) gewachsen sind. Andere und besonders extrem hohe Stickstoffgaben erhöhen die Photosyntheserate der Maissprosse pro cm^2 gut signifikant.

Die relativen Photosynthesewerte verhalten sich umgekehrt proportional zum Wachstum. Ein gehemmtes Wachstum fördert die Abgabe von Sauerstoff. Eine Diskussion der Ergebnisse steht aus.

4. Pigmentgehalt des Sprosses

Vergleicht man die Auswirkung verschiedener Stickstoffangebote in der Nährlösung auf den Pigmentgehalt und dessen relative Zusammensetzung, so ergeben sich für jede Analysengröße andersartige, aber in sich eindeutige Ergebnisse. Wird die Gesamtmenge der von der Pflanze synthetisierten Pigmente betrachtet, so ist erkennbar, daß sich mit zunehmendem Stickstoffangebot der Pigmentgehalt verringert (Tab. 20).

Wie man aus der Beurteilung der Mittelwert-Differenzbeträge (Duncan-Test) ersehen kann, unterscheiden sich hauptsächlich die Pigmentgehalte der extrem hoch mit Stickstoff versorgten Pflanzen von den übrigen Mittelwerten. Wie Abbildung 16 verdeutlicht, verringert sich der im gesamten Sproß absolut synthetisierte Pigmentgehalt bei einem 260 %igen Stickstoffangebot.

Tabelle 20: PIGMENTGEHALT (γ/Sproß)

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	$\frac{MQ_N}{R}$	Statistische Beurteilung Differenzbeträge					
	20% N	100% N	180% N	260% N		$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
Chlorophyll a	197,6	187,2	170,1	95,9	xx	x	---	---	x	---	---
Chlorophyll b	84,9	83,7	70,1	35,5	xx	x	---	---	x	---	---
Chlorophyll a+b	283	268	238	132	xx	xx	---	---	x	---	x
Carotinoide	70,5	65,3	50,7	27,3	xx	x	---	---	x	---	---
Gesamtpigmente	354	331	295	156	xx	xx	---	---	x	---	x
a : b	2,34	2,27	2,45	2,79	xx	x	---	---	x	---	---
(a + b): c	4,03	4,15	4,66	4,77	xx	xx	x	---	x	x	---

Tabelle 21: PIGMENTGEHALT (γ/g FG)

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1	x_2	x_3	x_4	Statistische Beurteilung									
					$\frac{MQ}{N}$	Polynom			Differenzbeträge					
	20% N	100% N	180% N	260% N	R	l	q	c	$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
Chlorophyll a	917	766	768	737	xx	xx	xx	--	x	---	---	---	---	---
Chlorophyll b	394	344	319	271	xx	xx	--	--	x	---	---	---	---	---
Chlorophyll a+b	1314	1107	1085	1006	xx	xx	xx	--	xx	x	x	---	---	---
Carotinoide	327	269	231	211	xx				x	---	---	---	---	---
Gesamtpigmente	1632	1382	1314	1219	xx				xx	x	x	x	---	---

GESAMTPIGMENT- UND GESAMTCHLOROPHYLLGEHALT
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem N-angebot

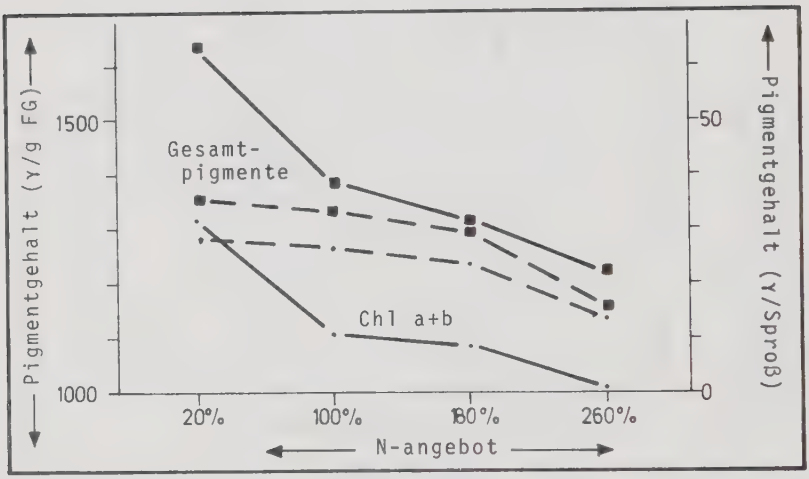


Abb. 16

Gesamtpigmente
Chlorophyll
Pigmentgehalt (γ/Sproß)
Pigmentgehalt (γ/g FG)

Die Mittelwerte der relativen Pigmentgehalte (γ/g FG) unterscheiden sich bei einem 100 %, 180 % und 260 %igen Stickstoffangebot nur zufällig voneinander. Stickstoffmangel erhöht den Chlorophyll- und Gesamtpigmentgehalt signifikant (vgl. Tab. 21).

Das erhöhte Stickstoffangebot in der Nährlösung verringerte die Pigmentgehalte pro g Frischgewicht. Die Abhängigkeit kann für Chlorophyll a und Carotinoide einem Polynom 2. Grades, für Chlorophyll a und b gut signifikant einer Geraden angepaßt werden.

Das Maximum der Gesamtpigmentgehalte von 1632 γ/g FG wird durch ein nur 20 %iges Stickstoffangebot verursacht. Signifikant ver-

ringern sich die Pigmentgehalte bei größerem Stickstoffangebot bis zu 1219 γ/g FG (Gesamtpigmentgehalt) bei 260 %iger Versorgung.

Bezieht man den Pigmentgehalt auf cm^2 Sproßfläche, so stellt sich die gleiche Stickstoffabhängigkeit heraus. Durch Stickstoffmangel in der Nährlösung findet man hohe Pigmentgehalte im Sproß, die mit zunehmender Stickstoffversorgung abnehmen, sich aber im Bereich von 100 % - 260 % um einen Mittelwert einpendeln. Wie die Tabelle 22 beweist, sind die betreffenden Mittelwerte nur zufällig voneinander verschieden. Bei Stickstoffmangel findet man ungefähr 170 % der normalen Pigmentgehalte (vollständige Nährlösung = 100 % N).

Aber nicht nur die Quantität der Pigmente verändert sich durch das unterschiedliche Stickstoffangebot, sondern auch die relative Zusammensetzung, wie an den Quotienten Chlorophyll a:b und Chlorophyll/Carotinoide feststellbar ist. Für beide Bezugsgrößen γ/g Frischgewicht und γ/cm^2 Sproßfläche verlaufen die Stickstoffabhängigkeiten gleichartig.

Die Abhängigkeit des Quotienten Chlorophyll a:b zeigt bei verschiedenen Stickstoffangeboten einen hyperbelhaften Verlauf mit einem Minimum bei 100 %iger Stickstoffversorgung. Veränderungen des Stickstoffangebotes, negativ wie positiv, erhöhen den Quotienten, d.h. es wird relativ mehr Chlorophyll a als b synthetisiert. Dagegen steigt der Quotient Chlorophyll/Carotinoide mit zunehmendem Stickstoffangebot. Je mehr Stickstoff in der Nährlösung angeboten wird, desto mehr Chlorophyll wird, relativ gesehen, synthetisiert.

Die pro Sproß synthetisierten Pigmentgehalte verringern sich entsprechend dem gehemmten Sproßwachstum bei einem extrem großen Stickstoffangebot (260 %). Der relative Pigmentgehalt (γ/g FG und γ/cm^2) verringert sich dagegen besonders deutlich zwischen ausreichendem (100 - 260 % N) und minimalem (20 % N) Stickstoffangebot. Je mehr Stickstoff in der Nährlösung vorhanden ist (im Bereich von 20 - 260 % N), um so mehr verringern sich die Pigmentgehalte und desto mehr Chlorophyll wird (relativ gesehen) synthetisiert.

Tabelle 22: PIGMENTGEHALT (γ/cm^2 Sproßfläche)
Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	$\frac{MQ_N}{R}$	Statistische Beurteilung Differenzbeträge $x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
Chlorophyll a	32,88	19,08	22,81	20,40	xx	x	x	x	---	---	---
Chlorophyll b	13,69	8,48	9,04	7,20	xx	x	---	---	---	---	---
Chlorophyll a+b	46,48	27,53	31,76	27,18	xx	xx	x	xx	---	---	---
Carotinoide	11,19	6,39	6,45	5,39	xx	x	x	x	---	---	---
Gesamtpigmente	57,71	33,90	39,17	32,53	xx	x	x	x	---	---	---
a/b	2,41	2,24	2,53	2,73	xx	x	---	---	x	---	---
(a+b): c	4,13	4,32	4,90	5,06	xx	xx	x	---	x	x	---

5. Stickstofffraktionen

Die Ergebnisdarstellung folgt nach der im Methodenteil ausführlich dargestellten Fraktionierung des Gesamtstickstoffgehaltes.

a) Gesamtstickstoffgehalt

Die Tabelle 23 zeigt den Gesamtstickstoffgehalt 10 Tage alter Maispflanzen bei den 4 verschiedenen Stickstoffangeboten in der Nährlösung. Durch die statistische Beurteilung der Mittelwertdifferenzbeträge (Duncan-Test) wird ersichtlich, daß der Gesamtstickstoffgehalt bei 20 %, 100 % und 180 %igem Stickstoffangebot nahezu gleich ist, während sich alle 3 gut signifikant von dem Mittelwert bei extrem hohem Stickstoffangebot (260 %) unterscheiden.

Der Abfall des Gesamtstickstoffgehaltes beruht besonders auf der sehr gut signifikanten Verringerung des Sproßstickstoffes, während in der Wurzel etwa gleiche Gesamtstickstoffmengen bei allen Stickstoffangeboten vorliegen (Abb. 17).

Bei einem 180 %igen Stickstoffangebot ist der Anteil des Gesamtstickstoffes am Trockengewicht des Sprosses, bei einem 260 %igen Angebot der der Wurzel am größten. Prozentual gesehen vergrößert sich in der Wurzel der Anteil des Gesamtstickstoffgehaltes am Trockengewicht mit höheren Stickstoffangeboten in der Nährlösung.

Wird der Gesamtstickstoffgehalt auf mg Trockengewicht bezogen, so wird dasselbe Ergebnis erzielt (Tab. 24). Nahezu linear vergrößert sich der Gesamtstickstoff pro mg Trockengewicht mit zunehmendem Stickstoffangebot. Im Sproß unterscheiden sich die Mittelwerte nur zufällig voneinander. Trotzdem ist die Tendenz einer Erhöhung erkennbar. Ein extrem hohes Stickstoffangebot (260 %) scheint dagegen eine gegenläufige Reaktion auszulösen.

Werden die Quotienten vom Gesamtstickstoffgehalt Sproß/Wurzel verglichen, so wird deutlich, daß bei einem 260 %igen Stickstoffangebot die Wurzel relativ mehr Stickstoff enthält als der Sproß (Abb. 18).

Tabelle 23: GESAMTSTICKSTOFFGEHALT (mg N/Organ)

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_4-x_1	x_4-x_2	x_4-x_3	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
mg N/Organ											
Sproß	1,1808	1,1943	1,2324	0,8234	xx	xx	xx	xxx	---	---	---
Wurzel	0,3760	0,3317	0,3253	0,2787	xx	xxx	xx	---	xx	---	---
Pflanze	1,5586	1,5258	1,5579	1,1018	xx	xx	xx	xx	---	---	---
N % des TG											
Sproß	5,620	5,631	6,266	5,853	xx	---	---	---	x	x	---
Wurzel	4,313	4,874	5,319	6,407	xx	xxx	xxx	x	x	---	---

Tabelle 24: GESAMTSTICKSTOFFGEHALT (mg N/mg TG)

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_4-x_1	x_4-x_2	x_4-x_3	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
mg N/mg TG											
Sproß	0,05620	0,05631	0,06266	0,05853	---	---	---	---	---	---	---
Wurzel	0,04314	0,04875	0,05320	0,06409	xx	xxx	xx	x	x	---	---
Sproß/Wurzel	1,327	1,150	1,178	0,932	xx	xx	---	---	---	---	---
mg N/cm^2 Sproßfläche	0,3494	0,5451	0,4822	0,2790	xx	---	xxx	xxx	xxx	---	xxx

GESAMTSTICKSTOFFGEHALT (mg N/Organ)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

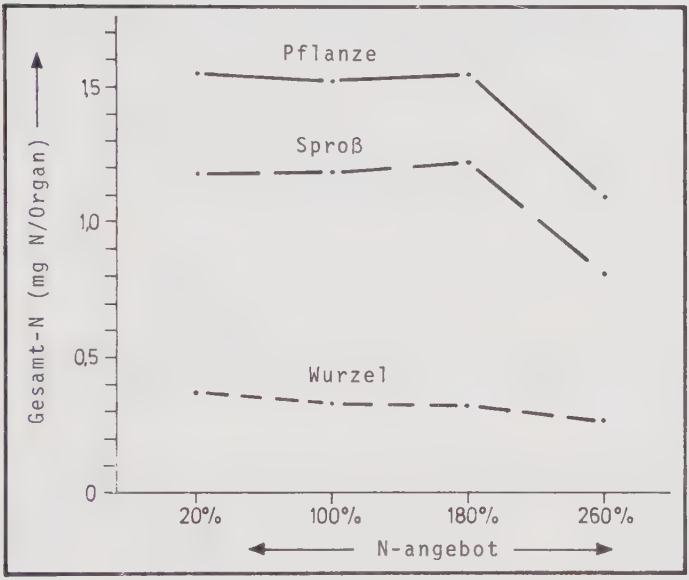


Abb. 17

Wird der Gesamtstickstoffgehalt des Sprosses auf cm^2 Blattfläche bezogen, erhält man eine typische Optimumkurve. Bei 100 %igem Stickstoffangebot (vollständige Nährlösung) besitzt die Kurve und somit der Gesamtstickstoff pro cm^2 ein Optimum. Bei verändertem Stickstoffangebot verringert sich die Stickstoffmenge in allen untersuchten Fällen sehr gut signifikant.

Während in der Wurzel gleiche Gesamtstickstoffmengen (mg N/Organ) bei allen 4 Stickstoffangeboten vorliegen, verringert

GESAMTSTICKSTOFFGEHALT (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

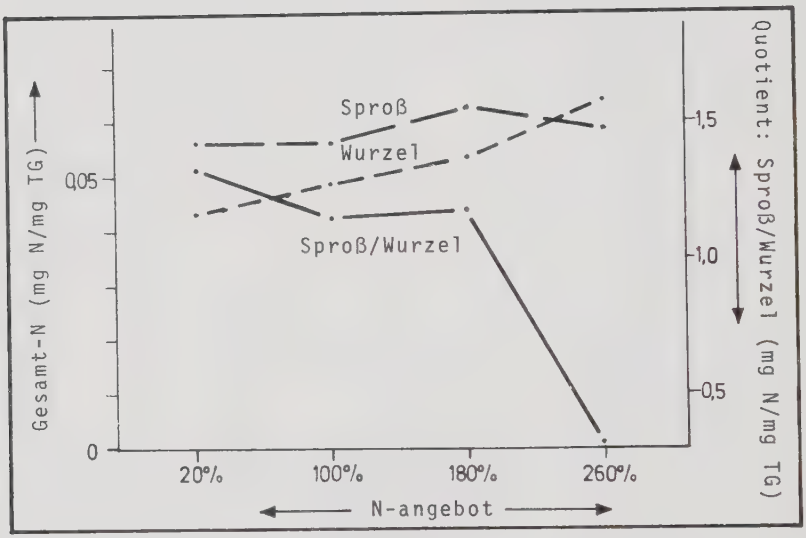


Abb. 18

sich der Gesamtstickstoffgehalt des Sprosses bei extrem hohem Angebot. Bei steigendem Stickstoffangebot in der Nährlösung wird jedoch der relative Stickstoffgehalt in der Wurzel linear erhöht. Die Verhältnisse im Sproß werden besonders durch die Bezugsgröße mg Stickstoff/cm^2 Sproßfläche veranschaulicht. Ein 100 %iges Stickstoffangebot bewirkt einen optimalen Stickstoffeinbau im Sproß. Wie auch der Quotientenvergleich zeigt, nimmt bei erhöhtem Stickstoffangebot die Wurzel mehr Stickstoff auf und lagert ihn im Vergleich zum Sproß bevorzugt ein.

Lösliche Stickstoff-Verbindungen und Protein- Nucleinsäuren-stickstoff

Der Gesamtstickstoffgehalt läßt sich nach Zugabe von 10 ml heißem, 70 %igem Äthanol und anschließender Zentrifugation in lösliche Stickstoffverbindungen (Überstand) und Protein-, Nucleinsäurenstickstoff (Rückstand) unterteilen. Die Tabellen 25 und 26 verdeutlichen die Zusammensetzung des Gesamtstickstoffgehaltes und die prozentualen Verhältnisse. Unbedeutend wird die prozentuale Zusammensetzung des Gesamtstickstoffgehaltes bei 100 - 260 %igem Stickstoffangebot in der Nährlösung beeinflußt. Ein 20 %iges Angebot erhöht dagegen sehr gut signifikant die Menge an löslichen Stickstoffverbindungen in 10 Tage alten Maispflanzen (Abb. 19).

GESAMTSTICKSTOFFGEHALT UND PROZENTUALE FRAKTIONIERUNG
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

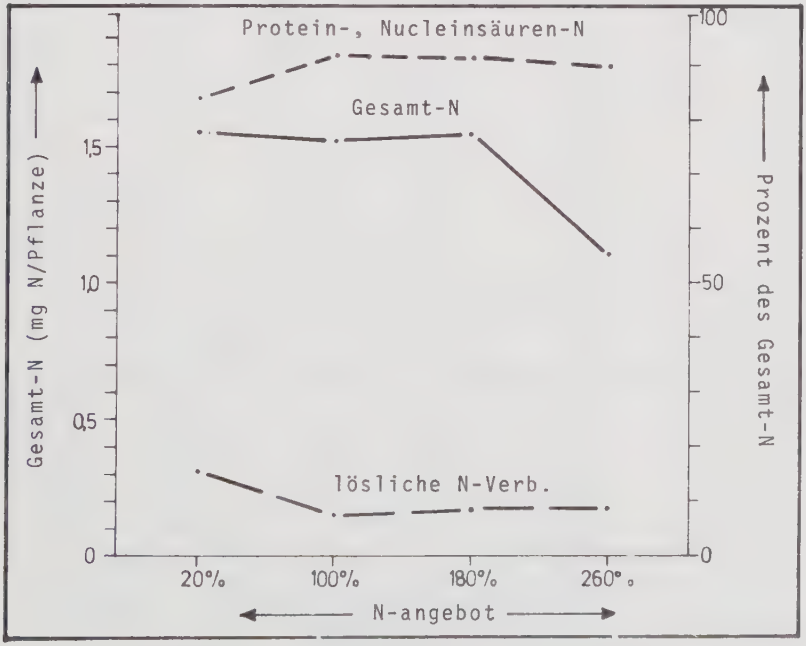


Abb. 19

Tabelle 25: FRAKTIONIERUNG DES GESAMTSTICKSTOFFGEHALTES

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_1-x_4	x_1-x_3	x_1-x_2	x_2-x_4	x_2-x_3	x_3-x_4
mg N/Organ											
Sproß:											
lösliche N-Verb.	0,1698	0,0949	0,1021	0,0708	xx	xx	xx	xx	---	---	---
Protein-Nucl.-N	1,0174	1,0997	1,1278	0,7355	xx	xxx	xx	---	xxx	---	xxx
lösl.N % Gesamt-N	14,26	7,92	8,17	8,59	xx	xx	xx	xx	---	---	---
Prot.-Nucl.-N % Gesamt-N	85,73	91,96	91,64	89,27	xx	---	xx	xx	---	---	---
Wurzel:											
lösliche N-Verb.	0,07818	0,02668	0,02810	0,02357	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
Protein-Nucl.-N	0,07875	0,31121	0,29758	0,25535	xx	xx	---	---	xx	---	xx
lösl.N % Gesamt-N	21,06	7,82	8,61	8,47	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
Prot.-Nucl.-N % Gesamt-N	78,87	92,13	91,27	91,40	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
Pflanze:											
lösl.N % Gesamt-N	15,90	7,98	8,34	8,57	xx	---	xxx	xxx	---	---	---
Prot.-Nucl.-N % Gesamt-N	84,06	92,00	91,49	89,95	xx	---	xx	xx	---	---	---

Tabelle 26: FRAKTIONIERUNG DES GESAMTSTICKSTOFFGEHALTES

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_4-x_1	x_4-x_2	x_4-x_3	x_3-x_1	x_3-x_2	x_2-x_1
mg N/mg TG											
Sproß:											
lösl.-N-Verb.	0,00802	0,00467	0,00517	0,00506	xx	xx	xx	xx	---	---	---
Protein-,Nucl.-N	0,04826	0,05172	0,05746	0,0521	xx	x	xx	---	---	---	---
Wurzel:											
lösl.-N-Verb.	0,07818	0,02668	0,02810	0,02357	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
Protein-,Nucl.-N	0,29275	0,31121	0,29758	0,25535	xx	xx	---	---	xx	---	xx
mg N/cm^2											
Sproß:											
lösl.-N-Verb.	0,02673	0,00986	0,01354	0,01476	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
Protein-,Nucl.-N	0,16569	0,11347	0,14652	0,15393	xx	---	xx	xxx	xx	---	---
mg N/mg TG											
Quotient: Sproß/ Wurzel											
lösl.-N-Verb.	0,876	1,269	1,113	0,937	xx	---	xx	xx	xx	---	xx
Protein-,Nucl.-N	1,418	1,147	1,177	0,879	xx	xxx	xx	xx	xx	---	xx

Zwischen 85 % und 92 % des Gesamtstickstoffes im Sproß entfallen auf die durch Äthanol unlöslichen Stickstoff-Verbindungen (Protein- und Nucleinsäuren-N). Bei 100 und 180 %igem Stickstoffangebot in der Nährlösung ist der Prozentanteil an Protein-, und Nucleinsäurenstickstoff größer als bei den beiden anderen extremen Stickstoffgaben. Entsprechend erhöht ist der Anteil an löslichen Stickstoffverbindungen bei einem 20 %igem Stickstoffangebot in der Nährlösung. In der Wurzel erhalten wir das gleiche Ergebnis.

LÖSLICHE STICKSTOFFVERBINDUNGEN UND PROTEIN- NUCLEINSÄUREN-STICKSTOFF (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

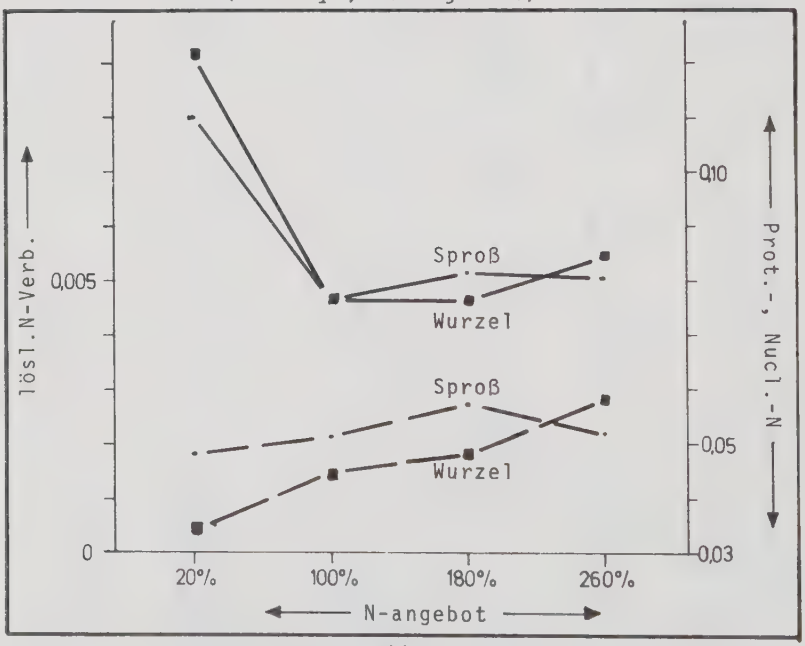


Abb. 20

Protein- Nucleinsäuren-N
lösliche N-verbindungen
Wurzel
Sproß

Werden die Stickstoffgehalte auf mg Trockengewicht bezogen (Tab. 26), fällt auf, daß die löslichen Stickstoffverbindungen in Wurzel und Sproß bei Stickstoffmangel sehr gut signifikant erhöht sind, während sich die Mittelwerte bei den 3 anderen Stickstoffgaben nur zufällig voneinander unterscheiden.

Wie aus Abbildung 20 zu ersehen ist, steigt der Protein-, Nucleinsäurenstickstoffgehalt in der Wurzel nahezu linear mit zunehmendem Stickstoffangebot an, während der Gehalt im Sproß nach einem Optimum bei 180 % wieder abfällt.

Durch den Quotientenvergleich (Sproß/Wurzel) wird erkennbar, daß die Quotienten der löslichen Stickstoffverbindungen bei extremen Stickstoffangeboten (20 % und 260 %) sehr gut signifikant verringert sind. D.h., das Wurzelsystem enthält bevorzugt lösliche Stickstoffverbindungen, während bei 100 %iger und 180 %iger Stickstoffgabe das Sproßsystem den größeren Anteil erhält.

Der Protein-, Nucleinsäurenstickstoff wird mit zunehmenden Stickstoffgaben verstärkt in der Wurzel vorgefunden (Abb. 21).

SPROSS-WURZEL-RELATION

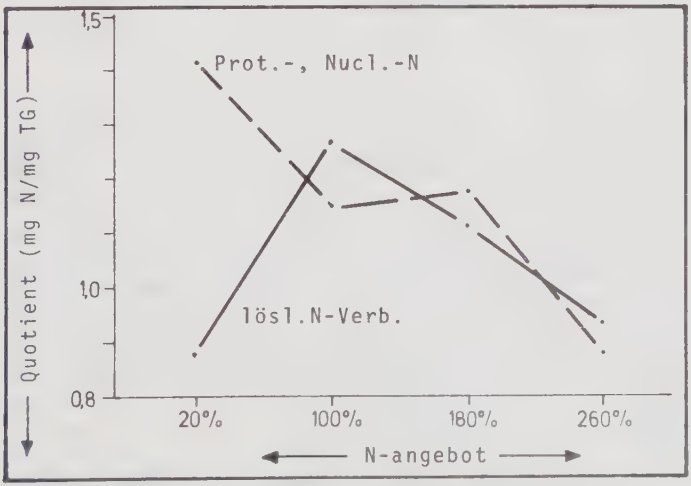


Abb. 21

lösliche N-Verbindung und Protein- Nucleinsäurenstickstoff bei unterschiedlichem Stickstoffangebot (Zea mays, 10 Tage alt)

Bei einem 100 - 260 %igen Stickstoffangebot verändert sich die Zusammensetzung des Gesamtstickstoffgehaltes einer 10 Tage alten Maispflanze nur geringfügig. Bei Stickstoffmangel ist der Anteil der löslichen Stickstoffverbindungen jedoch sehr gut signifikant erhöht, der Anteil des Protein-, Nucleinsäurenstickstoffes verringert.

Sproß und Wurzel zeigen ähnliche Verlaufskurven der Stickstoffabhängigkeit der löslichen Stickstoffverbindungen, die jeweils ihr stärkstes Vorkommen bei geringem Angebot in der Nährlösung haben. Protein- Nucleinsäurenstickstoff wird im Sproß bei 100 - 180 %iger Stickstoffversorgung (verstärkt) gefunden, während in der Wurzel ein hoher Gehalt besonders im Stickstoffmangel analysiert werden kann.

Das Ergebnis für den Sproß verändert sich, wenn man den Stickstoffgehalt auf die Sproßfläche bezieht (Tab. 26). Die vollständige Nährlösung (100 % N) bewirkt ein Minimum an löslichen Stickstoffverbindungen und Protein- Nucleinsäurenstickstoff.

Lösliche Stickstoffverbindungen werden bei optimalem Stickstoffangebot (100 %) verstärkt im Sproß vorgefunden, während die anderen Stickstoffgaben den Wurzelgehalt verstärkt erhöhen.

b) Lösliche Stickstoffverbindungen

Nach "Säuberung" der löslichen Stickstoffverbindungen über einen Kationenaustauscher wurden mit 10 %iger HCl die freien Aminosäuren und der Ammoniumstickstoff eluiert und der Stickstoffgehalt bestimmt. Um den reinen Aminosäurenstickstoff ermitteln zu können, muß von diesem Wert der gesondert analysierte Ammoniumstickstoffgehalt subtrahiert werden. Das Eluat wurde zusätzlich mit Hilfe einer zweidimensional, aufsteigenden Papierchromatographiemethode auf die Aminosäurenzusammensetzung untersucht.

Ammonium- und Aminosäurenstickstoff

Die Tabelle 27 zeigt, daß der Ammoniumstickstoffgehalt je Pflanze bei einem 100 %igen bis 180 %igen Stickstoffangebot einen Höhepunkt erreicht. Sowohl ein niedrigeres als auch ein höheres

Tabelle 27: AMMONIUM- UND AMINOSÄURENSTICKSTOFF (mg N/Organ)
Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
Pflanze:											
NH_4 - N	0,01663	0,02029	0,021884	0,01668	xx	---	xx	x	xx	---	xx
AS - N	0,06664	0,06079	0,06084	0,04171	xx	xxx	---	---	xxx	---	xxx
Sproß:											
NH_4 - N	0,00946	0,01246	0,01375	0,01060	xx	---	xx	xx	xx	---	xx
AS - N	0,03810	0,03647	0,03719	0,02556	xx	xx	---	---	xx	---	xx
NH_4 - N %Gesamt-N	0,79	1,04	1,12	1,28	xx	xx	x	---	---	---	---
%lösl.-N	5,57	13,13	13,47	14,97	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
AS - N %Gesamt-N	3,21	3,05	3,02	3,10	xx	---	x	x	---	---	---
%lösl.-N	22,44	38,43	36,43	36,10	xx	xx	xx	xx	---	---	---
Wurzel:											
NH_4 N	0,00725	0,00782	0,00813	0,00607	xx	xx	---	---	---	---	xxx
AS - N	0,02863	0,02431	0,02364	0,01656	xx	xxx	x	---	xx	---	xx
NH_4 - N %Gesamt-N	1,92	2,32	2,50	2,17	xx	---	x	x	---	---	x
AS - N %lösl.-N	9,27	29,31	28,93	25,75	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
AS - N %Gesamt-N	7,62	7,20	7,26	5,92	xx	xx	---	---	xx	---	xx
%lösl.-N	36,61	91,10	84,13	70,24	xx	xx	xxx	xxx	xxx	---	---

Stickstoffangebot führen zu einem vermindertem Gehalt. Dagegen ist der Aminosäurengehalt je Pflanze bei Stickstoffmangel deutlich höher als bei ausreichendem Angebot.

Dabei verlaufen die Gehaltskurven für Sproß und Wurzel durchaus gleichsinnig, für den Ammoniumstickstoff in einer Optimumkurve bei 180 %igem Stickstoffangebot, für den Aminosäurenstickstoff in einer vom Mangel zum Überangebot hin abfallenden Kurve.

Im letzten Fall unterscheiden sich die Werte für die ersten 3 Gruppen statistisch nicht voneinander, während aber die Werte für die Gehalte der überversorgten Gruppe gut signifikant abfallen.

Bezieht man den Ammoniumstickstoffgehalt des Sprosses auf den Gesamtstickstoffgehalt, dann erkennt man eine stetige, relative Zunahme des Ammoniumstickstoffes mit steigendem Stickstoffangebot. Dagegen verändert sich der prozentuale Aminosäurenstickstoffgehalt (Prozent des Gesamt-N) nur geringfügig.

Werden beide Stickstofffraktionen auf den Stickstoffgehalt der löslichen Stickstoffverbindungen bezogen, so unterscheiden sich nur die bei Stickstoffmangel abgesunkenen Werte signifikant.

In den Wurzeln sind die Ergebnisse der prozentualen Anteile ähnlich. Bezieht man den Ammoniumstickstoff auf den Gesamtstickstoffgehalt, findet man nur geringfügige Mittelwertunterschiede. Dennoch unterscheiden sich die Prozentanteile bei 100 % und 180 % Stickstoff signifikant von den beiden Extremwerten. Durch zu geringes oder zu hohes Stickstoffangebot verkleinert sich der Ammoniumstickstoff in den Wurzeln.

Dagegen nimmt der Prozentanteil des Aminosäurenstickstoffes vom Gesamtstickstoff mit zunehmendem Stickstoffangebot in der Nährlösung ab. Die Mittelwerte für 100 % und 180 % Stickstoff sind nahezu gleich (7,20 % und 7,26 %).

Bezieht man beide Stickstofffraktionen auf den Anteil an den löslichen Stickstoffverbindungen, so ergeben sich Optimumkurven mit Scheitelpunkten bei 100 % Stickstoff. Sehr gut signifi-

Tabelle 28: AMMONIUM- UND AMINOSÄURENSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_1 - x_4	x_1 - x_3	x_1 - x_2	x_2 - x_4	x_2 - x_3	x_3 - x_4
Sproß: NH_4 - N	0,000444	0,000584	0,000696	0,000747	xx	xxx	xx	---	xx	---	---
AS - N	0,00181	0,00174	0,00192	0,00181	xx	---	x	---	---	x	---
NH_4 - N %Gesamt-N	0,79	1,04	1,11	1,28	xx	x	---	---	---	---	---
%lösl.-N	5,54	12,51	13,45	14,76	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
AS - N %Gesamt-N	3,22	3,09	3,06	3,09	xx	x	x	x	---	---	---
%lösl.-N	22,57	37,26	37,14	35,77	xx	xx	xx	xx	---	---	---
Wurzel: NH_4 - N	0,000839	0,001124	0,001322	0,001390	xx	xx	xx	---	---	---	---
AS - N	0,00333	0,00350	0,00390	0,00382	xx	x	x	---	---	---	---
NH_4 - N %Gesamt-N	1,95	2,31	2,49	2,17	xx	---	x	x	---	---	x
%lösl.-N	9,15	24,17	28,62	25,60	xx	xxx	xxx	xxx	---	---	---
AS - N %Gesamt-N	7,72	7,18	7,33	5,96	xx	xx	---	---	xx	---	xx
%lösl.-N	36,31	75,37	84,42	70,35	xx	xxx	xxx	xxx	x	---	---
Quotient: Sproß/ Wurzel											
NH_4 - N	0,529	0,519	0,527	0,565	xx	x	---	---	x	---	---
AS - N	0,544	0,497	0,492	0,472	xx	x	x	x	---	---	---
Sproß:											
NH_4 - N/cm^2	0,00154	0,00128	0,00178	0,00222	xx	xx	---	---	xxx	xx	x
AS - N/cm^2	0,00621	0,00376	0,00483	0,00535	xx	xx	xxx	xxx	xxx	---	---

kant lassen sich besonders die Unterschiede im Stickstoffmangel absichern.

Vergleicht man die relativen Stickstoffgehalte (mg N/mg TG), so erhöht sich der Ammoniumstickstoff gegenüber dem Aminosäurenstickstoffgehalt (Tab. 28).

Wie die Abbildung 22 verdeutlicht, verringert sich in der Wurzel der Anteil des Aminosäurenstickstoffes am Gesamtstickstoffgehalt, während der Ammoniumstickstoff mit steigendem Stickstoffangebot in der Nährlösung verstärkt bestimmt werden kann.

WURZEL: NH_4-N UND AMINOSÄUREN-N (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

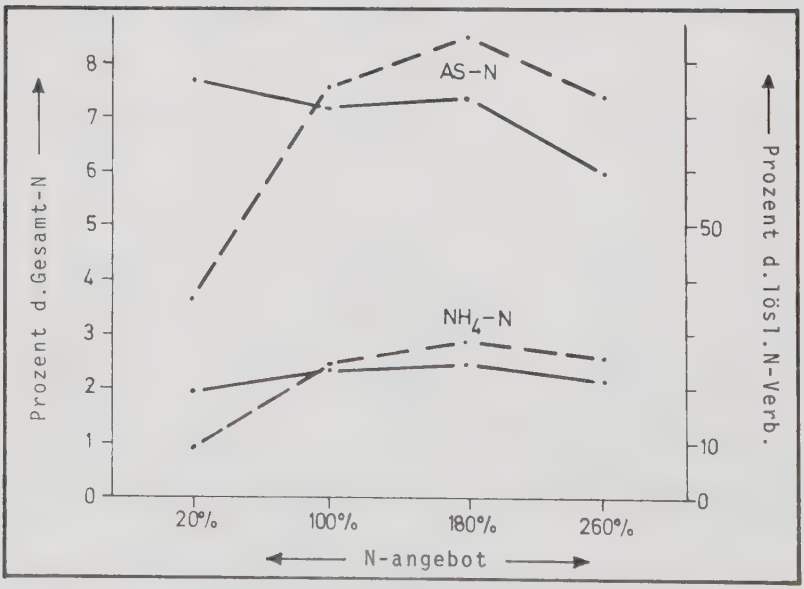


Abb. 22

——— Prozent d.Gesamt-N
— — — Prozent d.lösl. N-Verbindungen

Ähnlich verläuft die Stickstoffabhängigkeit der beiden Fraktionen im Sproß. Mit steigendem Stickstoffangebot (20 % auf 100 %) vergrößert sich der Anteil des Ammoniumstickstoffes am Gesamtstickstoffgehalt von 1,95 % auf 2,31 %. Er verringert sich jedoch für den Aminosäurenstickstoff von 7,72 % auf 7,18 % (Abb. 23). Die übrigen Mittelwerte (180 % und 260 % N) unterscheiden sich nur zufällig von den Werten bei 100 % Stickstoff.

SPROSS: NH_4-N UND AMINOSÄUREN-N (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

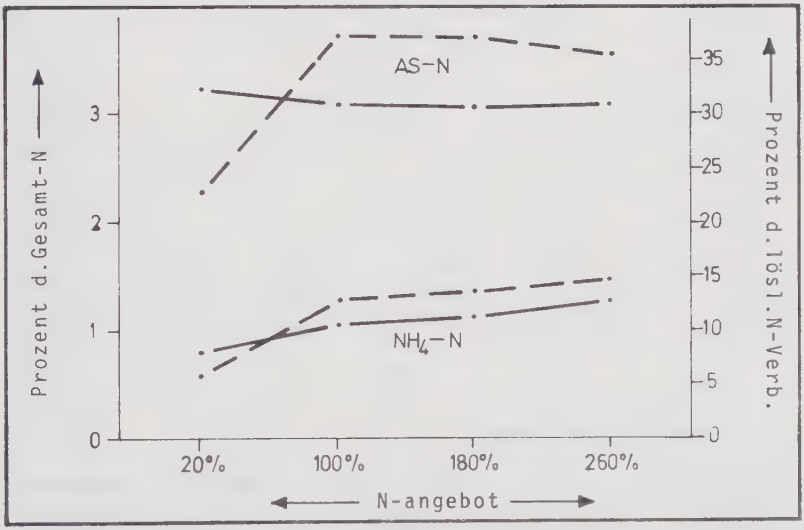


Abb. 23

Bezieht man beide Bezugsgrößen auf die Sproßfläche (cm^2), so verringern sich alle Stickstoffgehalte sehr deutlich, wenn man keinen 100 %igen Stickstoffgehalt in der Nährlösung anbietet.

Vergleicht man mit Hilfe von Quotienten Sproß/Wurzel die Verlagerungen innerhalb der 10 Tage alten Maispflanzen, so enthält

bei hohem Stickstoffangebot der Sproß relativ mehr Ammoniumstickstoff und weniger Aminosäurenstickstoff (Abb. 24). Der Stickstoffmangel erhöht dagegen relativ gesehen den Aminosäurengehalt im Sproß.

SPROSS-WURZEL-RELATION (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

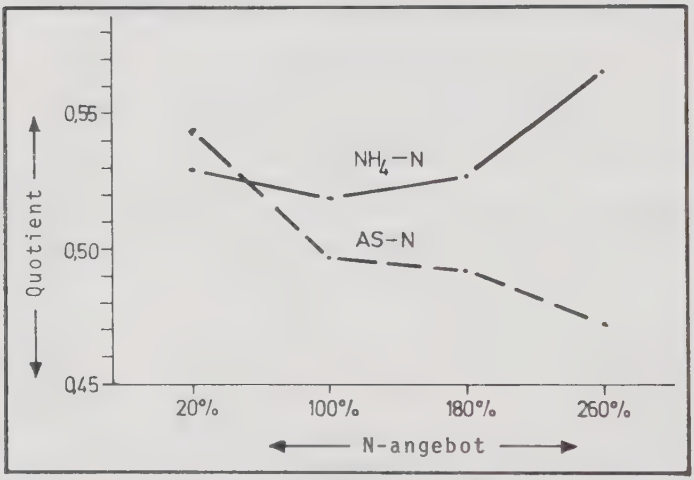


Abb. 24

Aminosäurenzusammensetzung

Parallel zur Fraktionierung der löslichen Stickstoffverbindungen wurde mit Hilfe der Papierchromatographie (aufsteigend, zweidimensional) die Zusammensetzung der freien Aminosäuren bestimmt. Von jeder Aminosäurenlösung wurden 3 Chromatogramme ausgewertet und die R_f-Werte nach Sichtbarmachung der Substanzflecke (Ninhydrin) berechnet. Durch den Vergleich mit Standardaminosäuren und Literaturwerten für R_f-Werte (HAIS und MACEK 1958) konnten die Aminosäuren im Sproß und in der Wurzel identifiziert werden (Tah. 29). Eine genauere statistische Auswertung wurde unterlassen.

Tabelle 29: AMINOSÄURENZUSAMMENSETZUNG

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot

	20% N				100% N				180% N				260% N			
	1	2	3	$\bar{x}$	1	2	3	$\bar{x}$	1	2	3	$\bar{x}$	1	2	3	$\bar{x}$
Wurzel:																
Asparaginsäure	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Glutaminsäure	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Asparagin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Threonin	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
Alanin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Glutamin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lysin	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	-
Arginin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+	+
Valin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Leucin	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Phenylalanin	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	-	-
γ-Aminobuttersäure	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sproß:																
Glutaminsäure	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+
Asparagin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Threonin	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+
Alanin	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Glutamin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lysin	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	-	+	+
Arginin	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
Valin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leucin	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-
γ-Aminobuttersäure	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Konnte eine Aminosäure nur in einer der 3 Auswertungen identifiziert werden, so wurde sie bei der Mittelwertaufstellung in der Tabelle nicht berücksichtigt. Die Abbildung 25 zeigt ein Beispiel, wie die Aminosäuren an Hand der R_f-Werte identifiziert werden konnten.

IDENTIFIZIERTE AMINOSÄUREN VON SPROSS UND WURZEL
bei 100 %igem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

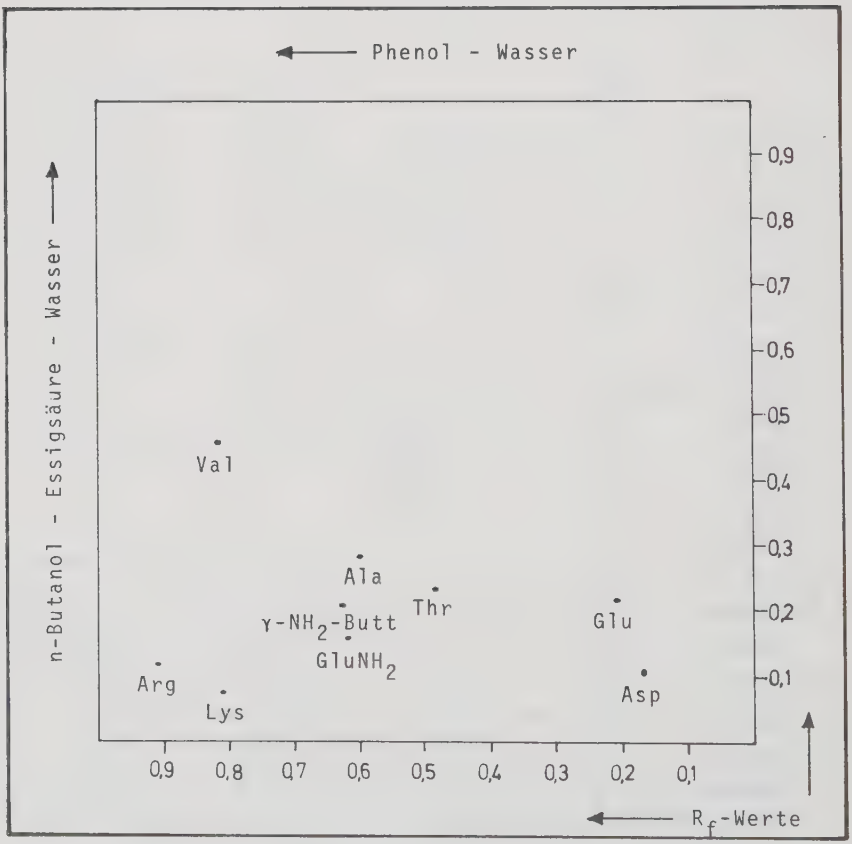


Abb. 25

In der Wurzel konnten Asparaginsäure, Threonin, Lysin und Leucin bei einem 20 %igen Stickstoffangebot gut, mit zunehmendem Stickstoffangebot weniger gut oder überhaupt nicht vorgefunden werden. Bei allen Stickstoffgaben jedoch konnten Glutaminsäure, Asparagin, Glutamin und γ-Amino-buttersäure sehr gut nachgewiesen werden. In der Wurzel verringerte sich mit zunehmendem Stickstoffangebot die Anzahl der nachgewiesenen Aminosäuren.

Im Sproß zeigte sich die gleiche Tendenz. Einige Amonisäuren waren bei ausreichendem oder besserem Stickstoffangebot sicherer aufzufinden (Glutaminsäure, Threonin, Alanin, Arginin). Bei allen 4 Stickstoffangeboten konnten Asparagin, Glutamin, Valin und γ-Amino-buttersäure identifiziert werden.

c) Protein- Nucleinsäurenstickstoff

Der Rückstand der Äthanolextraktion wurde mit Hilfe der Mikrokjeldahlmethode auf den Gehalt an Protein- Nucleinsäurenstickstoff hin untersucht. Durch Totalhydrolyse mit Trichloressigsäure konnte eine weitere Fraktionierung vorgenommen werden. Nach Zentrifugation des Hydrolysates befanden sich die Nucleinsäuren im Überstand, und der Stickstoffgehalt konnte bestimmt werden. Der Rückstand wurde ebenfalls mit Hilfe der Mikrokjeldahlmethode auf den Stickstoffgehalt hin untersucht und der absolute Proteingehalt mit der Methode nach Lowry bestimmt. Außerdem wurden die Proteine weiterhin hydrolysiert und ihre Aminosäurenzusammensetzung qualitativ und quantitativ bestimmt.

Proteingehalt (nach Lowry)

Bei Stickstoffangeboten von 20 % - 180 % erhöht sich der Proteingehalt im Sproß und fällt dann deutlich bei einem extrem hohen Angebot (260 % N) ab. Die Stickstoffabhängigkeit des Proteingehaltes ist gut signifikant für alle Bezugsgrößen gesichert.

Tabelle 30: PROTEINGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz: $\frac{MQ_N}{R}$	x_1- x_4	x_1- x_3	x_1- x_2	x_2- x_4	x_2- x_3	x_3- x_4
γ/mg TG											
Sproß	71,005	80,295	93,405	48,010	xx	xx	xx	---	xx	---	xx
Wurzel	131,450	209,035	47,885	44,605	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---
Quotient:											
Sproß/Wurzel	0,540	0,382	1,947	1,067	xx	xx	xxx	---	xxx	xxx	xxx
mg/mg Organ											
Sproß	1,501	1,705	1,724	0,675	xx	xxx	---	---	xxx	---	xxx
Wurzel	1,132	1,446	0,292	0,192	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	---

Tabelle 31: PROTEINSTICKSTOFF

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_1- x_4	x_1- x_3	x_1- x_2	x_2- x_4	x_2- x_3	x_3- x_4
mg N/mg TG											
Sproß	0,01127	0,01277	0,01492	0,00770	xx	x	x	---	xx	xx	xx
Wurzel	0,02116	0,03343	0,00765	0,00714	xx	xxx	xxx	xx	xxx	xxx	---
Quotient:											
Sproß/Wurzel	0,533	0,382	1,947	1,074	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	xxx
mg N/Sproß	0,23831	0,27117	0,29303	0,10840	xx	xx	---	---	xx	---	xx
% Gesamt-N	20,06	22,63	23,81	13,14	xx	xx	---	---	xx	---	xx
% Protein-,Nu-N	23,43	24,68	25,92	14,72	xx	xxx	---	---	xxx	---	xx
mg N/Wurzel	0,18218	0,23128	0,04683	0,03108	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	---
% Gesamt-N	48,42	68,57	14,36	11,17	xx	xxx	xxx	x	xxx	xxx	---
% Protein-,Nu-N	62,23	74,30	15,76	12,15	xx	xxx	xxx	x	xxx	xxx	---

Der Proteingehalt mg/mg Trockengewicht liegt in der Wurzel bei der vollständigen Nährlösung (100 % N) eindeutig am höchsten. Dagegen verringert er sich bei Stickstoffmangel und bei höheren Stickstoffangeboten (180 % und 260 %) deutlich.

Die absolut im Sproß und in der Wurzel gefundenen Proteinmengen zeigen eine gleiche Stickstoffabhängigkeit: ein Aufsteigen bis zu 100 % Stickstoff (Wurzel) oder 180 % Stickstoff (Sproß) und einen sehr deutlichen Abfall bei höherem Stickstoffangebot in der Nährlösung. Vergleicht man den Quotientenverlauf Sproß/Wurzel,so wird deutlich, daß bei 180 % Stickstoff relativ mehr Protein im Sproß eingelagert wird.

Protein-Stickstoff

Um den Proteinstickstoffgehalt zu bestimmen, wurde ein Teil des Hydrolysatrückstandes nach der Mikrokjeldahlmethode auf den Stickstoffgehalt hin untersucht. Die Ergebnisse und der Prozentanteil am Gesamtstickstoff sind in der Tabelle 31 dargelegt.

Die Stickstoffabhängigkeit des nach dieser Methode ermittelten Proteinstickstoffgehaltes gleicht dem Verlauf der Proteingehalte nach Lowry. Der Proteinstickstoff in Sproß und Wurzel steigt mit zunehmendem Stickstoffangebot in der Nährlösung an (bis 180 % bzw. 100 %) und verringert sich dann sehr gut signifikant.

Absolute (mg N/Organ) und relative (mg N/mg TG) Proteinstickstoffgehalte zeigen die gleiche Stickstoffabhängigkeit. Der Proteinstickstoff nimmt in der Wurzel und im Sproß bis zu einem Optimalwert bei 100 %igem bzw. 180 %igem Stickstoffgehalt zu und fällt danach deutlich ab. Durch Vergleiche der Quotienten Sproß/Wurzel wird ersichtlich, daß relativ mehr Proteinstickstoff und somit Proteine im Sproß abgelagert werden. Dies trifft besonders bei einem mehr als 100 %igen Stickstoffangebot zu.

PROTEINSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

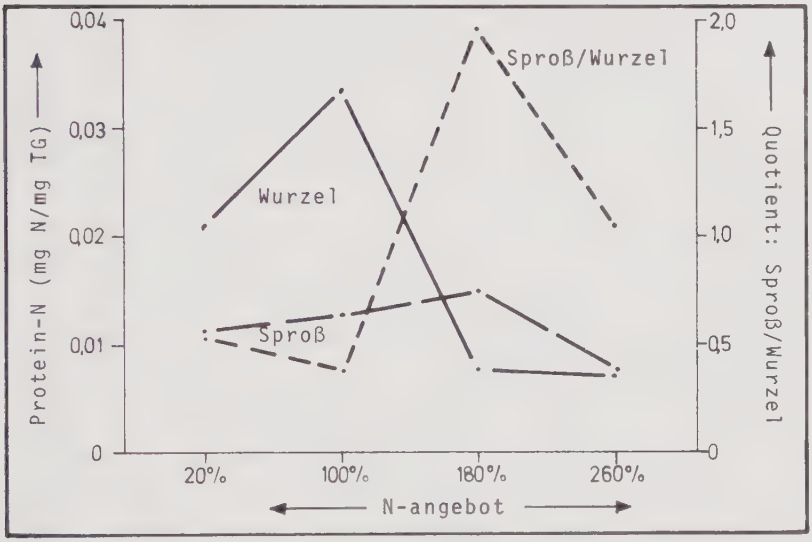


Abb. 26

Nucleinsäurenstickstoff

Durch die Mikrokjeldahlbestimmung wird im Hydrolysatüberstand der Stickstoffgehalt der Nucleinsäuren ermittelt. Die Ergebnisse sind statistisch gut abgesichert (Tab. 32). Der Nucleinsäurenstickstoff in der ganzen Pflanze wird am stärksten durch ein extrem hohes Stickstoffangebot beeinflußt (Abb. 27). Alle übrigen Mittelwerte unterscheiden sich nur zufällig voneinander. Bei einem Überangebot an Stickstoff verringert sich der Nucleinsäurenstickstoff gut signifikant.

Innerhalb der Pflanze ergeben sich jedoch deutliche Verschiebungen. Im Sproß findet man ein Maximum bei 100 %igem Stickstoffangebot, während eine Erhöhung oder Verminderung des Stickstoffangebotes den Gehalt sinken läßt. Umgekehrt reagiert

Tabelle 32: NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Statistische Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
mg N/mg TG											
Sproß	0,03609	0,04438	0,03789	0,04307	xx	xx	---	xx	---	xx	xx
Wurzel	0,01963	0,01046	0,04029	0,04446	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	---
Quotient: Sproß/Wurzel	3,214	4,238	0,937	0,967	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	---
mg N/Organ											
Sproß	0,76293	0,94273	0,74426	0,60661	xx	xx	---	xx	xxx	xx	---
Wurzel	0,16884	0,07242	0,24672	0,19370	xx	---	xx	xx	xxx	xxx	xx
Quotient: Sproß/Wurzel	0,93166	1,01505	0,99073	0,81060	xx	xx	---	---	xx	---	xx
mg N/Organ											
Sproß:											
% Gesamt-N	64,22	78,78	60,44	73,57	xx	xx	---	xx	---	---	xx
% Prot.-,Nucl.-N	74,99	85,70	65,97	82,45	xx	x	---	xx	---	xx	xx
Wurzel:											
% Gesamt-N	44,90	21,48	75,75	69,40	xx	xx	xx	---	xx	xxx	---
% Prot.-,Nucl.-N	57,67	23,27	82,91	75,86	xx	x	xx	xx	xx	xxx	---

NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF (mg N/Organ)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

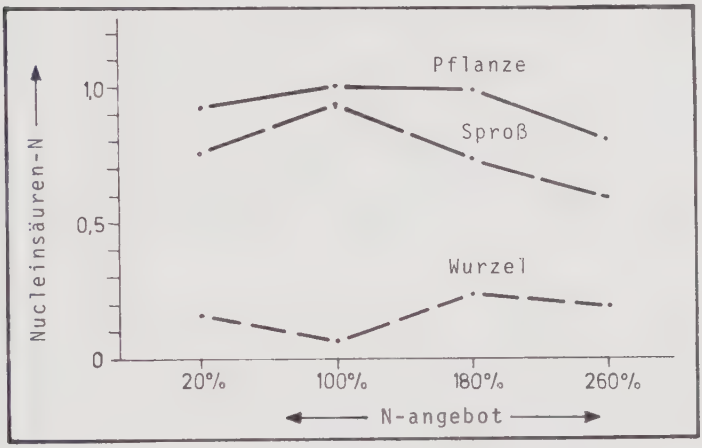


Abb. 27

NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

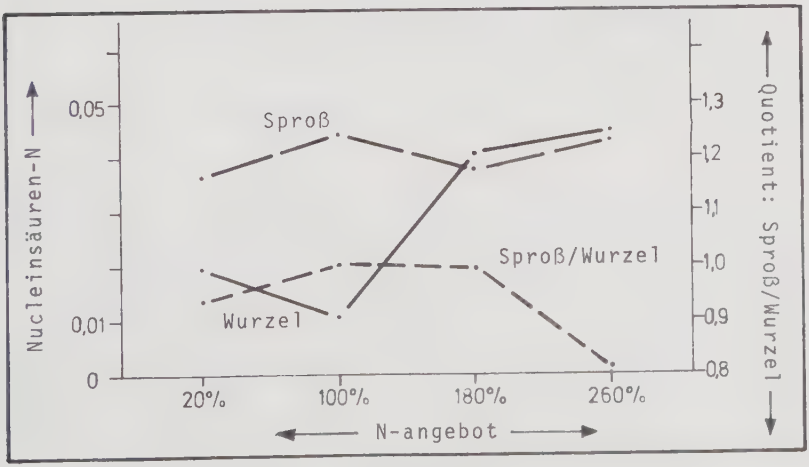


Abb. 28

die Wurzel. Bei der vollständigen Nährlösung findet man den geringsten Nucleinsäurenstickstoffgehalt, während eine Veränderung des Stickstoffangebotes die Werte erhöht.

Wird der Stickstoffgehalt der Nucleinsäuren auf das Trockengewicht bezogen (mg N/mg TG), so wird der Gehalt in der Wurzel deutlich mit erhöhtem Stickstoffangebot (180 % und 260 %) erhöht (Abb. 28).

Wie ein Vergleich der Quotienten Sproß/Wurzel zeigt, wird bei einem ausreichenden Stickstoffangebot (100 % und 180 %) relativ mehr Nucleinsäurenstickstoff im Sproß als in der Wurzel gefunden.

Vergleicht man die Anteile des Nucleinsäurenstickstoffes am Gesamtstickstoffgehalt oder an den Protein- Nucleinsäurenstickstoffmengen, so verwundert der hohe Prozentsatz im Vergleich zum Proteinstickstoffanteil (Tab. 31). Die Ergebnisse können jedoch als sehr gut abgesichert angesehen werden, da sich mehrfache Kontrollen durch die zahlreichen Analysen ermöglichen.

Die Ergebnisse der ermittelten Proteinstickstoffgehalte können durch die nach Lowry bestimmten Proteingehalte bestätigt werden (γ/Organ x 10^3 : 6,25 da Protein ca. 16 % Stickstoff enthält). Ebenso kann der Proteingehalt über den Gesamtstickstoffgehalt berechnet werden, indem dieser mit dem Faktor 6,25 multipliziert und so der Rohproteingehalt ermittelt wird. Zusätzlich müssen durch die Addition von Proteinstickstoff und Nucleinsäurenstickstoff annähernd gleiche Werte (biologischer Schwankungsbereich und Versuchs- bzw. Analysenfehler) wie nach der Bestimmung des Protein- Nucleinsäurenstickstoffes herauskommen.

Zur Verdeutlichung der Fraktionierung des Protein- Nucleinsäurenstickstoffgehaltes dient die Abbildung 29. In der Wurzel wird der Nucleinsäurenstickstoff bei Abweichungen von einem 100 %igem Stickstoffangebot erhöht, während gleichzeitig der Proteinstickstoff abnimmt. Bei vollständiger Nährlösung findet man ein Verhältnis von 23,27 % Nucleinsäurenstickstoff zu 74,30 % Proteinstickstoff. Wird dieses Verhältnis zu Grunde gelegt, so vergrößern zusätzliche Stickstoffgaben oder Stickstoffmangel den Nucleinsäurenstickstoffanteil, während der Proteinstickstoff verringert wird.

FRAKTIONIERUNG DES PROTEIN- NUCLEINSÄURENSTICKSTOFFES
(mg N/Organ) bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

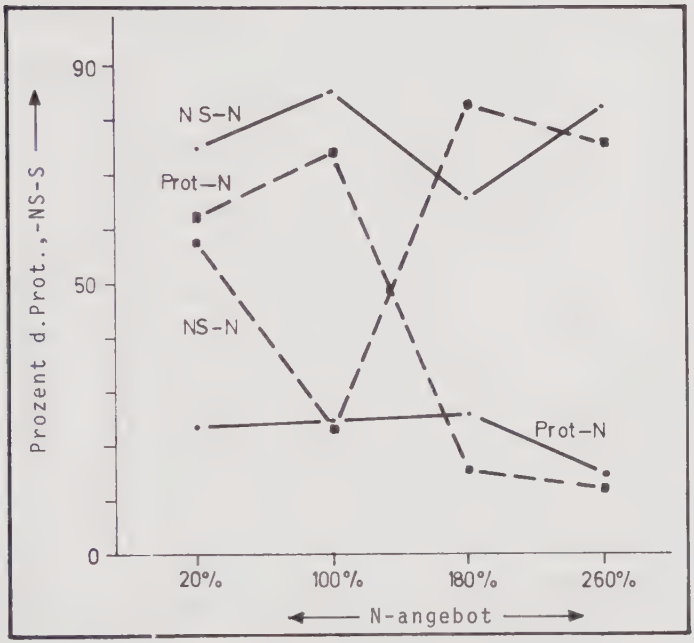


Abb. 29

Aminosäurenzusammensetzung der Proteine
(qualitative und quantitative)

Nach Totalhydrolyse der Proteine in der Soxlethapparatur und Reinigung in einem Kationenaustauscher wurde die mit 2n Ammoniak eluierte Aminosäurenlösung mit Hilfe einer zweidimensional, aufsteigenden Papierchromatographiemethode auf ihre qualitative Zusammensetzung analysiert. Aus jeweils 3 parallel laufenden Chromatogrammen wurde eine Mittelwertberechnung vorgenommen (Tab. 33).

Tabelle 33: AMINOSÄURENZUSAMMENSETZUNG DER PROTEINE

Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot

Aminosäure	20% N				100% N				180% N				260% N			
	1	2	3	$\bar{x}$	1	2	3	$\bar{x}$	1	2	3	$\bar{x}$	1	2	3	$\bar{x}$
Sproß:																
Asparaginsäure	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-
Serin	+	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+
Alananin	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Arginin	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Prolin	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Valin	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leusin/Isol.	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Phenylalanin	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-
Oxyprolin	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+
Histidin	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-
Wurzel:																
Glutaminsäure	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Serin	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Alanin	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+	+
Prolin	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Valin	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leucin	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Bei den Analysen des Sproßmaterials ist auffallend, daß bei Stickstoffmangel sehr wenig Aminosäuren identifiziert werden konnten. Nur Asparaginsäure und Serin konnten gut identifiziert werden. Bei höheren Stickstoffangeboten (100 - 260 %) wurden Alanin, Arginin, Prolin, Valin und Leucin/Isoleucin immer vorgefunden. Oxyprolin trat bei höheren Stickstoffgaben immer häufiger auf.

In der Wurzel konnten bei allen Stickstoffangeboten immer Glutaminsäure und Serin gefunden werden, während alle anderen identifizierten Aminosäuren mit steigendem Stickstoffangebot in der Nährlösung häufiger vorkommen.

Die quantitative Bestimmung nach Größe und Farbintensität durch Vergleiche mit Standardaminosäuren bereitete anfangs Schwierigkeiten, da die für diese Bestimmung geeignete Methode (absteigend, eindimensional) keine gute Auftrennung der Aminosäuren bewirkt. Infolgedessen wurden bei der quantitativen Bestimmung nicht alle zuvor gefundenen Aminosäuren erfaßt.

Die Photographie zeigt einige Chromatogramme nach Ninhydrin- und Kupfersulfatfärbung (zur photometrischen Bestimmung).

Die durch photometrische Bestimmung erzielten Ergebnisse sind in den Tabellen 34 und 35 aufgeführt. Auf eine statistische Absicherung wurde verzichtet, da die Ergebnisse nicht immer eindeutig waren. Trotzdem sollen zumindest Tendenzen durch die aufgeführten Mittelwerte aufgezeigt werden.

Im Sproß konnte fast ausschließlich nur bei vollständiger Nährlösung die Aminosäurenzusammensetzung quantitativ bestimmt werden. Alanin und Valin konnten für alle mit Stickstoff in der Nährlösung versorgten Pflanzen nachgewiesen werden. Beide Aminosäuren haben ihren größten Gehalt bei einem 180 %igen Stickstoffangebot. Ein 260 %iges Stickstoffangebot erhöht gegenüber 100 % Stickstoff den Gehalt an Leucin/Isoleucin, verringert aber den Gehalt an Prolin.

Serin, Prolin und Leucin konnten in der Wurzel bei allen 4 Stickstoffstufen bestimmt werden. Alle 3 Aminosäuren haben ihren größten Gehalt (pro mg TG) bei einem 100 %igen Stickstoffangebot, während andere Stickstoffgaben die Gehalte verringern.

Die gleiche Stickstoffabhängigkeit ergibt sich für den absoluten Aminosäurengehalt der Proteine im Sproß- und Wurzelsystem.

Bei der qualitativen und quantitativen Aminosäurenzusammensetzung der Proteine findet man im Sproß bei ausreichendem bis

Tabelle 34: AMINOSÄURENGEHALT DER PROTEINE (mg/mg TG)
Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot

Aminosäure	20% N	100% N	180% N	260% N
Sproß:				
Alanin	--------	0,000607	0,001810	0,000349
Valin	--------	0,000484	0,000991	0,000250
Leucin/Isol.	--------	0,000680	--------	0,002213
Arginin	--------	0,001815	--------	--------
Prolin	--------	0,000607	--------	0,000249
Oxyprolin	--------	0,000274	--------	--------
Serin	0,000253	--------	0,00131	--------
Wurzel:				
Serin	0,000285	0,000821	0,000135	0,000089
Alanin	--------	--------	0,000085	--------
Prolin	0,000513	--------	0,000024	--------
Valin	--------	0,001233	0,000240	0,000101
Leucin	0,001450	0,002219	0,000102	0,000072

hohem Stickstoffangebot eine Reihe von Aminosäuren, die bei 100 % oder 180 % Stickstoff ein maximales Vorkommen aufweisen. Bei Stickstoffmangel lassen sich nur Asparaginsäure und Serin identifizieren. Glutaminsäure, Serin, Prolin, Valin und Leucin können dagegen in den Wurzeln immer identifiziert werden. Ihr mengenmäßig größtes Vorkommen analysiert man bei einem 100 %igen Stickstoffangebot.

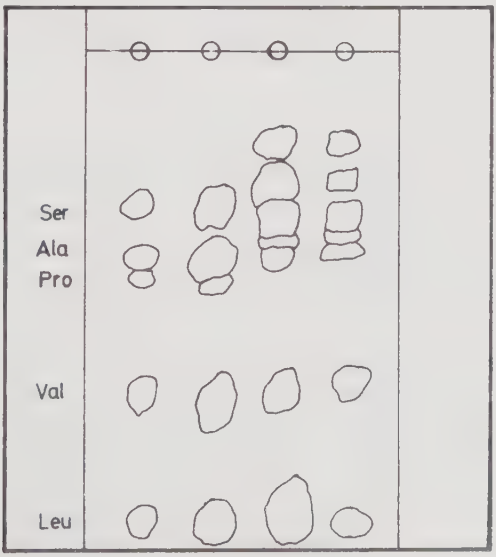
6. Zusammenfassung zu II

Bei einem 100 %igen Stickstoffangebot in der Nährlösung sollten die Maispflanzen normales Wachstum und normalen Stoffwechsel aufweisen. In der Zusammenfassung werden deshalb alle Ergebnisse als Prozentanteile der "Normalgruppe" (100 % N) ausgedrückt und gedeutet.

Tabelle 35: AMINOSÄURENGEHALT DER PROTEINE (mg/Organ)
Zea mays, 10 Tage alt bei unterschiedlichem N-angebot

Aminosäure	20% N	100% N	180% N	260% N
Sproß:				
Alanin	--------	0,012893	0,035554	0,004914
Valin	--------	0,010280	0,019466	0,003520
Leucin/Isol.	--------	0,014443	--------	0,031158
Arginin	--------	0,038551	--------	--------
Prolin	--------	0,012893	--------	0,003506
Oxyprolin	--------	0,005820	--------	--------
Serin	0,005346	--------	0,025732	--------
Wurzel:				
Serin	0,002451	0,005679	0,000827	0,000388
Alanin	--------	--------	0,000520	--------
Prolin	0,004412	0,008529	0,001469	0,000440
Leucin	0,012472	0,015350	0,000624	0,000314
Valin	--------	--------	0,000147	--------

CHROMATOGRAMME:
Aminosäurenzusammensetzung der Proteine



SPROSS-WACHSTUM
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

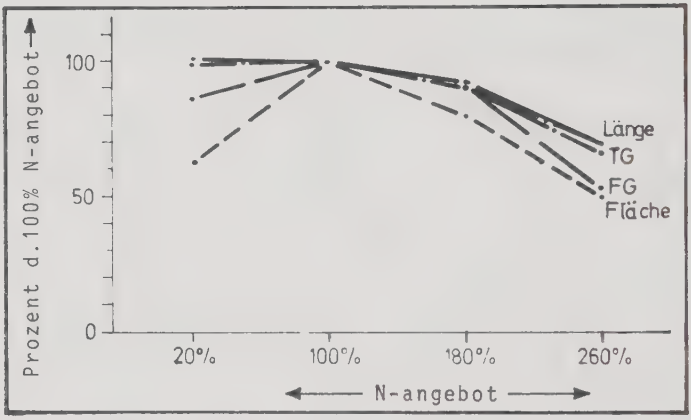


Abb. 30

WURZEL-Wachstum
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

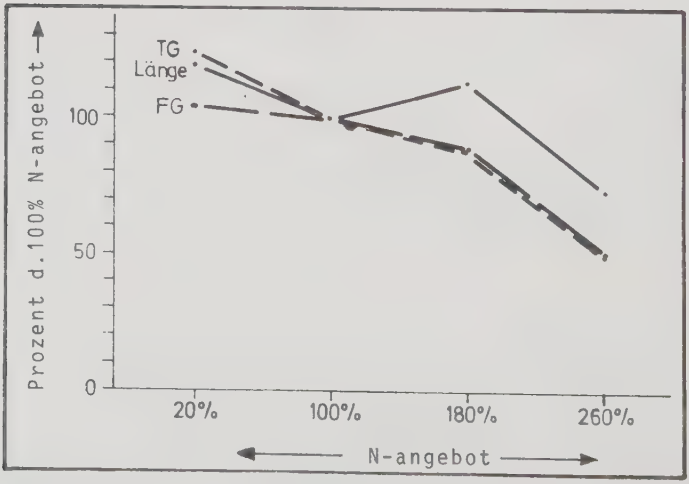


Abb. 31

Durch höhere Stickstoffangebote wird das Sproßwachstum relativ stärker gefördert als das Wurzelwachstum. D.h. aber auch, daß bei Stickstoffmangel relativ gesehen das Wurzelwachtum bevorzugt wird (Abb. 30 und 31). Durch eine Veränderung des normalen Stickstoffangebotes wird das Sproßwachstum (Länge, FG und TG) verringert, was sich besonders bei einem Stickstoffüberangebot bemerkbar macht. Sehr eindeutig zeigt die Stickstoffabhängigkeit der Sproßfläche einen Optimumverlauf (100 % N).

Die Wurzel wird durch Stickstoffmangel zu verstärktem Wachstum angeregt, während höhere Stickstoffangebote in der Nährlösung das Wurzelwachstum verringern.

Ebenfalls erniedrigt sich der Wassergehalt im Sproß und in der Wurzel durch Stickstoffmangel oder Stickstoffüberangebot. Im besonderen Maße trifft diese Erhöhung des Trockengewichtanteiles am Frischgewicht für das Wurzelsystem zu.

Das Stickstoffangebot in der Nährlösung beeinflußt ebenso deutlich den Pigmentgehalt 10 Tage alter Maispflanzen. Bei Stickstoffmangel werden absolut gesehen (γ/Organ) mehr Pigmente synthetisiert als bei ausreichendem oder erhöhtem Stickstoffangebot.

Der relative Pigmentgehalt (γ/mg FG) wird durch die unterschiedlichen Stickstoffangebote nur geringfügig verändert. Deutlich werden nur Carotinoide und Chlorophyll b bei einem Stickstoffüberangebot verringert.

Dagegen zeigt der Pigmentgehalt pro cm^2 Sproßfläche (Abb. 32), wie stark der Stickstoffmangel den Pigmentgehalt erhöht. Sehr gut signifikant unterscheidet sich der Pigmentgehalt/cm^2 Sproßfläche bei Stickstoffmangel von allen anderen mit Stickstoff ausreichend bis übermäßig versorgten Pflanzen.

Durch ein extrem hohes Stickstoffangebot in der Nährlösung wird der Gesamtstickstoffgehalt in 10 Tage alten Maispflanzen signifikant gesenkt. Dagegen wird bei Stickstoffmangelbedingungen in der Wurzel der Gesamtstickstoffanteil deutlich erhöht (Abb. 33).

PIGMENTGEHALT (γ/cm^2)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

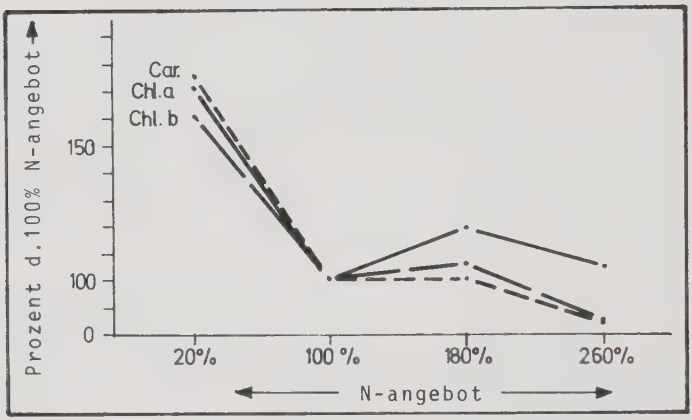


Abb. 32

GESAMTSTICKSTOFFGEHALT
(Zea mays, 10 Tage alt)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

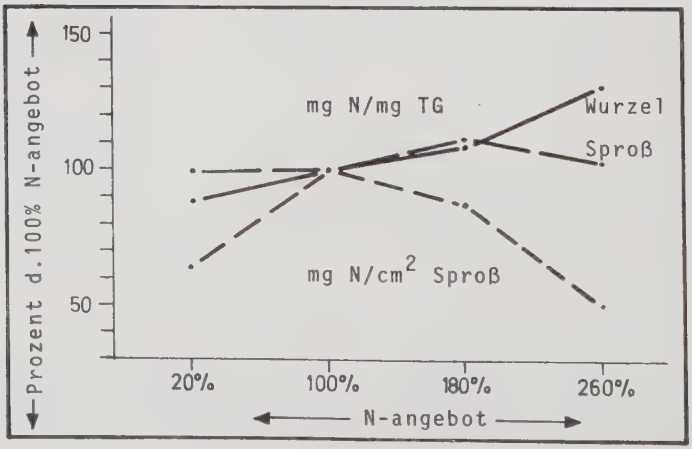


Abb. 33

Der relative Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) verändert sich im Sproß nur geringfügig, während die Wurzel mit größer werdendem Stickstoffangebot signifikant mehr Stickstoff enthält.

Die Fraktionierung des Gesamtstickstoffgehaltes erfolgt durch Hydrolyse in lösliche Stickstoff-Verbindungen und "gebundene" Stickstoffverbindungen (Protein- und Nucleinsäurenstickstoff). Die löslichen Stickstoffverbindungen verringern sich mit zunehmendem Stickstoffangebot sowohl im Sproß als auch in der Wurzel. Bleibt der "gebundene" Stickstoffgehalt in der Wurzel nahezu gleich, so verringert er sich im Sproß bei übergroßem Stickstoffangebot sehr signifikant (Abb. 34).

In der Wurzel erhöhen sich die in Makromolekülen gebundenen Stickstoffverbindungen (mg N/mg TG) nahezu linear mit dem Stickstoffangebot in der Nährlösung, während die löslichen Verbindungen bei Stickstoffmangel stark erhöht sind. Ähnlich wie in der Wurzel verhalten sich auch die löslichen Stickstoffverbindungen im Sproß. Dagegen verändert sich der Protein-, Nucleinsäurenstickstoff nur geringfügig.

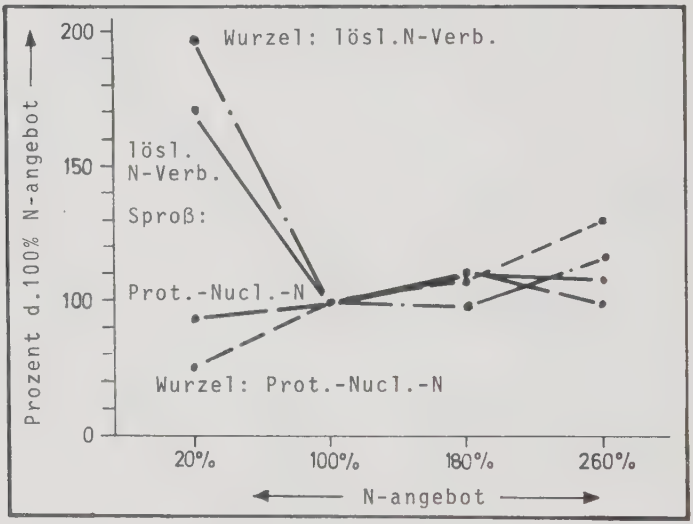
Die Fraktion der löslichen Stickstoffverbindungen konnte in Ammonium- und Aminosäurenstickstoff unterteilt werden. In Sproß und Wurzel ergibt die Stickstoffabhängigkeit des absolut pro Organ synthetisierten Ammoniumstickstoffes eine Optimumkurve (180 % N). Der Aminosäurenstickstoffgehalt pro Organ verändert sich nur durch ein Stickstoffüberangebot (Minimum).

Der Ammoniumstickstoffgehalt (mg N/mg TG) steigt linear in allen Pflanzenteilen mit zunehmendem Stickstoffangebot an. Dagegen werden die relativen Stickstoffgehalte (mg N/mg TG) der freien Aminosäuren durch unterschiedliche Stickstoffangebote in der Nährlösung im Sproß und in der Wurzel nur gering verändert (Abb. 35).

Wurden die freien Aminosäuren mittels Papierchromatographie identifiziert, so wird auf Grund des Vorhandenseins der einzelnen Aminosäuren dieses Ergebnis bestätigt.

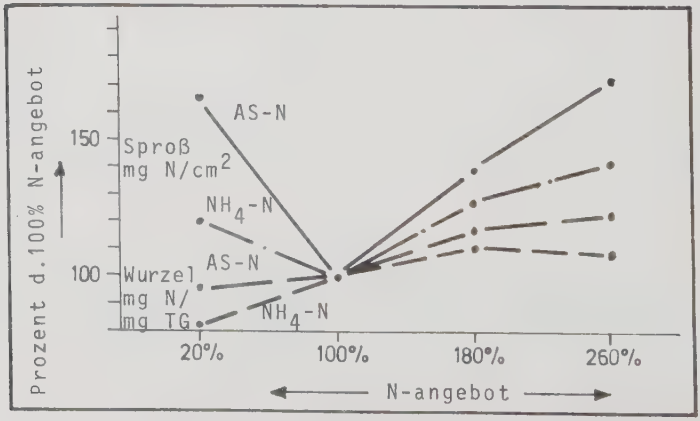
LÖSLICHE STICKSTOFFVERBINDUNGEN UND PROTEIN- NUCLEINSÄUREN-STICKSTOFF (mg N/mg TG) bei unterschiedlichem Stickstoffangebot (Zea mays, 10 Tage alt)

Abb. 34



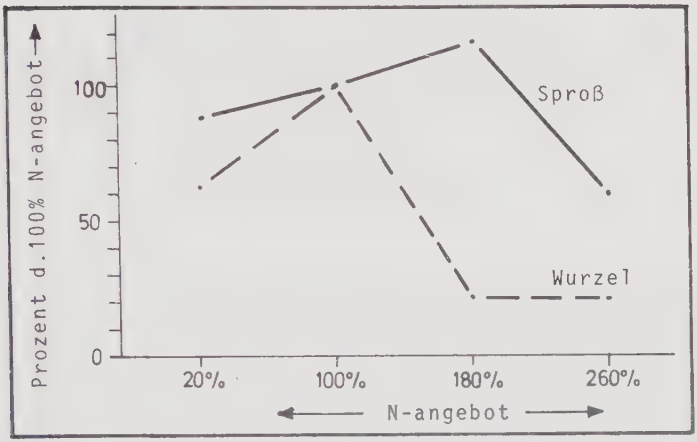
AMMONIUM- UND AMINOSÄURENSTICKSTOFF (Zea mays, 10 Tage alt) bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

Abb. 35



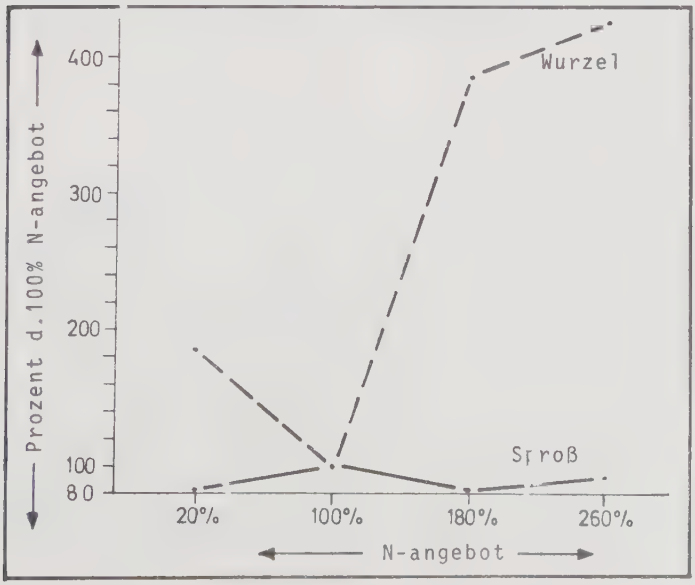
PROTEINSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

Abb. 36



NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

Abb. 37



Von den in den Makromolekülen gebundenen Stickstoffverbindungen wurden der Proteinstickstoff und der Nucleinsäurenstickstoff bestimmt.

Die Ergebnisse der Stickstoffabhängigkeit des Proteinstickstoffes stimmte mit den Werten des Proteingehaltes (bestimmt nach Lowry) überein. Für den Sproß ergibt sich nahezu eine Optimumkurve (180 % N). In der Wurzel wird der Proteinstickstoff bei Stickstoffüberangebot sehr gut signifikant verringert, während er bei einem 100 %igen Stickstoffangebot ein Maximum aufweist (Abb. 36).

Da sich Nucleinsäuren- und Proteinstickstoff zu einer Stickstofffraktion vereinigen lassen, wird es verständlich, daß die Abhängigkeit des Nucleinsäurenstickstoffes umgekehrt proportional zum Proteinstickstoff ist. In der Wurzel steigt der Nucleinsäurenstickstoff bei hohem Stickstoffangebot an. Im Sproß findet man dagegen eine Optimumkurve mit dem Scheitelpunkt bei den Pflanzen, die in der Vollnährlösung (Abb. 37) gewachsen sind.

III. Einfluß des Endosperms auf Wachstum und Stickstofffraktionen bei unterschiedlichem Stickstoffangebot in der Nährlösung

1. Methodisches

In eigenen Vorversuchen konnte ermittelt werden, daß die zu Versuchsbeginn verwendeten Maiskeimlinge mit Endosperm 1,5202 ± 0,0392 g Trockengewicht und 29,8252 ± 3,8178 mg Stickstoff pro Keimling besitzen. Vom Gesamtstickstoff entfallen jedoch 86,9 % (= 25,9370 ± 2,2203 mg Stickstoff/pro Endosperm) auf den Stickstoffgehalt des Endosperms, während der Rest sich im Keimling befindet. Beim weiteren Wachstum des Keimlings kann die Versorgung mit stickstoffhaltigen Verbindungen durchaus vom Endosperm beeinflußt werden. Bei einem nur relativ kurzzeitigen Wachstum wird der Stickstoffhaushalt neben dem Stickstoffangebot in der Nährlösung auch durch die Stickstoffversorgung vom Endosperm beeinflußt.

Um die Stickstoffabhängigkeit von jungen Maispflanzen analytisch möglichst genau erfassen zu können, wurde die im Methodenteil beschriebene Präparationstechnik entwickelt. Maispflanzen mit und ohne Endosperm sind bei 4 unterschiedlichen Stickstoffangeboten in Wasserkulturen gehalten worden, um nach 10 Tagen als Versuchsmaterial verwendet zu werden.

Aus dieser Versuchsanlage ergab sich die komplexe statistische Berechnung: faktorielle Varianzanalyse mit den Faktoren: Versuchswiederholungen, Stickstoffstufen, Endosperm und Versuchspflanzen.

Um die Beeinflussung der Stickstoffabhängigkeit nachzuweisen, werden im folgenden nur solche Ergebnisse dargestellt, bei denen eine signifikante Wechselwirkung zwischen den Stickstoffangeboten und dem Endosperm nachgewiesen worden ist. Denn nur in diesen Fällen hat die Entfernung des Endosperms Einfluß auf die Stickstoffabhängigkeit 10 Tage alter Maispflanzen ausgeübt.

Ohne Endosperm gewachsene Pflanzen besitzen in allen morphologischen Vergleichsgrößen kleinere Standardabweichungen als solche mit Endosperm. Die Varianz innerhalb der Gruppen mit und ohne Endosperm war auffallend unterschiedlich. Bei der Interpretation der Stickstoffabhängigkeit 10 Tage alter Maispflanzen ist dies zu berücksichtigen.

2. Wachstum

Mit und ohne Endosperm gewachsene Maispflanzen unterscheiden sich nach 10 Tagen gut signifikant in allen morphologischen Wachstumsgrößen. Maispflanzen sind mit Endosperm deutlich länger und schwerer (Tab. 37) gewachsen. Prüft man den Einfluß des Endosperms auf die Stickstoffabhängigkeit des Wachstums, so erkennt man, daß das Längenwachstum und das Trockengewicht von Sproß und Wurzel nicht beeinflußt werden.

Die Fläche, das Frisch- und Trockengewicht der Maissprosse sowie das Wurzelfrischgewicht werden jedoch durch den Besitz oder das Fehlen des Endosperms in ihrer Stickstoffabhängigkeit gut

Tabelle 37: WACHSTUM
Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	WW_{N-E} l	q	c
Sproß:						
Länge (cm)	12,36	5,55	xx	--	--	--
FG (g)	0,40323	0,14352	xx	xx	xx	--
TG (g)	0,02743	0,01063	xx	xx	xx	--
Fläche (cm^2)	14,294	5,107	xx	xx	xx	--
Wasser-gehalt (g)	0,37476	0,13273	xx	nicht berechn.		
Wurzel:						
Länge (cm)	14,42	8,23	xx	--	--	--
FG (g)	0,24359	0,06719	xx	xx	xx	x
TG (g)	0,00877	0,00423	xx	--	--	--
Wasser-gehalt (g)	0,23447	0,06278	xx	nicht berechn.		

signifikant beeinflußt. Die Wechselwirkung zwischen beiden Faktoren kann durch ein Polynom 2. Grades ausgedrückt werden. Man findet für Pflanzen, die mit Endosperm 10 Tage gewachsen sind, einen anderen Verlauf der Stickstoffabhängigkeit als für solche Pflanzen, denen das Endosperm entfernt wurde (Tab. 38).

Die Wachstumsunterschiede, die allein auf die Zufuhr von Stoffen aus dem Endosperm beruhen, sind in Wurzel und Sproß gleichmäßig deutlich ausgeprägt. Vergleicht man die Quotienten Sproß/Wurzel dieser Größen, so wird die Wurzel im Längenwachstum durch das Fehlen des Endosperms relativ bevorzugt. Die gleiche Aussage gilt für das Trockengewicht. Lediglich das Frischgewicht wird im Sproß bei entferntem Endosperm gegenüber der Wurzel vergrößert. Logischerweise muß auch der Wassergehalt im Sproß bei diesen Versuchsbedingungen relativ erhöht sein (Tab. 39).

Tabelle 38: WACHSTUM

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

		x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	$\frac{MQ_N}{R}$	Stat.Beurt.d.Differenz x_1- x_4	x_1- x_3	x_1- x_2	x_2- x_4	x_2- x_3	x_3- x_4
Sproß-FG	E+	0,50651	0,44510	0,40120	0,26011	xx	xxx	xx	---	xxx	---	xx
	E-	0,18154	0,18148	0,12360	0,08745	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	xx
Sproß-TG	E+	0,03045	0,03050	0,02916	0,01960	xx	xxx	---	---	xxx	---	xxx
	E-	0,01183	0,01198	0,01012	0,00856	xx	xxx	---	---	xxx	---	xxx
Sproß-fläche	E+	16,41	15,48	14,25	11,03	xx	xxx	---	---	xx	---	---
	E-	6,19	6,45	4,39	3,40	xx	xxx	xx	---	xxx	xx	---
Wurzel-FG	E+	0,34966	0,26721	0,22699	0,13049	xx	xxx	xxx	---	xxx	---	xx
	E-	0,10428	0,09350	0,03762	0,03334	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	---

Tabelle 39: QUOTIENTEN: SPROSS/WURZEL
Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm

	mit Endosperm	ohne Endosperm	$\frac{MQ_E}{R}$
Länge	0,857	0,674	xx
Frischgewicht	1,653	2,136	xx
Trockengewicht	3,130	2,510	xx
Wassergehalt	1,598	2,115	xx

Die nachgewiesene Wachstumsverringerung der Maispflanzen kann allein auf die Entfernung des Endosperms und die somit geringere Zufuhr von Wuchsstoffen und Polysacchariden zurückgeführt werden. Eine Wachstumsbeeinflussung durch Verletzung des Keimlings bei der Präparation ist auszuschließen, da durch Homogenitätstests nachgewiesen werden konnte, daß in allen 5 Versuchen auf Grund der Varianzvergleiche mit dem Versuchsfehler alle Stichproben einer Grundgesamtheit angehören. Außerdem entsprechen sich die Varianzen innerhalb der Stichproben ohne Endosperm und mit Endosperm gewachsener Versuchspflanzen, (die Varianzen der erstgenannten Gruppe sind sogar geringer).

Da kein Einfluß durch Fehlen oder Vorhandensein des Endosperms auf Sproß- und Wurzellänge, sowie dem Wurzeltrockengewicht bei unterschiedlichem Stickstoffangebot ermittelt wurde, gelten für diese Bezugsgrößen, die in Kapitel II. gemachten Aussagen.

Während das Sproßfrischgewicht sich nahezu linear mit erhöhtem Stickstoffangebot in der Nährlösung für die mit Endosperm gewachsenen Pflanzen verringert, kann eine Verringerung des Frischgewichtes ohne Endospermbesitz erst bei einem 180 %igen und 260 %igen Stickstoffangebot erkannt werden.

Die Unterschiede der Trockengewichtsmittelwerte fallen für ohne Endosperm gewachsene Maispflanzen gering aus (Abb. 38). Erst durch extremes Stickstoffüberangebot verringert sich das Sproß-

SPROSS-TROCKENGEWICHT
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

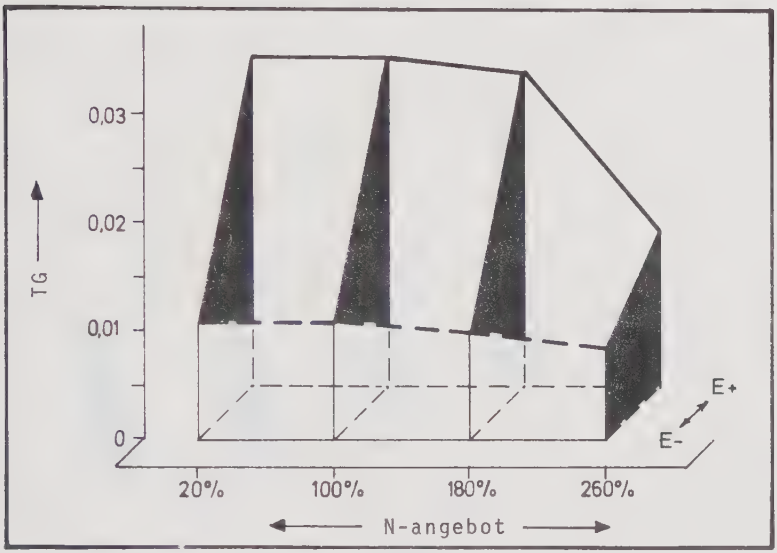


Abb. 38

trockengewicht. Ähnlich verhalten sich mit Endosperm gewachsene Maispflanzen; nur wird das Sproßwachstum durch das Überangebot an Stickstoff weitaus stärker gehemmt.

10 Tage alte Maispflanzen, die normal vom Endosperm versorgt werden können, verkleinern ihre Sproßfläche gut signifikant mit zunehmendem Stickstoffangebot. Dagegen haben ohne Endosperm gewachsene Pflanzen ein Maximum an Sproßfläche bei der Normalnährlösung (100 % N), während eine Erhöhung oder Verringerung des Stickstoffangebotes die Sproßfläche verkleinert.

Wie die Abbildung 39 zeigt, bewirken höhere Stickstoffgaben (180 % und 260 %) einen sehr gut signifikanten Frischgewichtsverlust der Wurzeln bei solchen Pflanzen, denen am Versuchsbeginn das Endosperm entfernt wurde. 20 %iges und 100 %iges Stick-

WURZEL-FRISCHGEWICHT
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

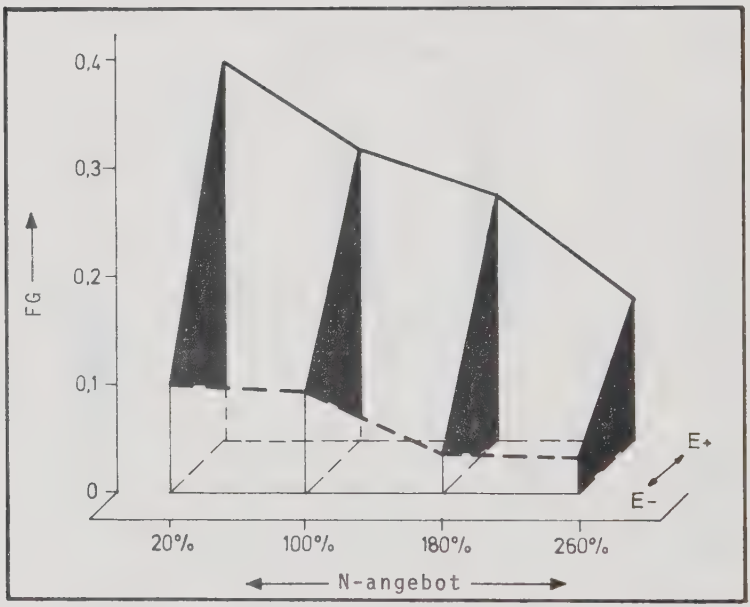


Abb. 39

stoffangebot bewirken keine statistisch abzusichernden Unterschiede der Mittelwerte.

Nahezu linear verlieren die Wurzeln der mit Endosperm gewachsenen Pflanzen bei zunehmendem Stickstoffangebot an Frischgewicht.

Das Wachstum 10 Tage alter Maispflanzen wird durch die Zufuhr vom Endosperm bei allen morphologischen Bezugsgrößen gut signifikant vergrößert. Das Fehlen des Endosperms führt immer zu einer Wachstumsverminderung. Beim Längenwachstum und dem Trokkengewicht der Wurzeln hat der Kontakt des Keimlings mit dem Endosperm keinen Einfluß auf die Stickstoffabhängigkeit des Wachstums. Die übrigen Wachstumsgrößen haben unterschiedliche Abhängigkeitsverläufe für mit und ohne Endosperm gewachsene

Maispflanzen. Während mit Endosperm gewachsene Pflanzen meist nahezu linear mit zunehmendem Stickstoffangebot ihr Wachstum vermindern, haben sich ohne Endosperm entwickelnde Pflanzen bei 100 %igem Stickstoffangebot ihr Wachstumsoptimum, das bei einer Erhöhung oder Verringerung der Stickstoffgaben in der Nährlösung verkleinert wird.

3. Photosynthese- und Atmungswerte

Mit Hilfe der Warburgapparatur wurden die Photosyntheserate sowie die Atmungswerte 10 Tage alter Maispflanzen bestimmt.

Durch die Entfernung des Endosperms werden die Photosynthesewerte des Sprosses gut signifikant verringert (Tab. 40a + b). Der Einfluß auf die Stickstoffabhängigkeit läßt sich ebenfalls statistisch absichern.

Tabelle 40a: PHOTOSYNTHESE UND ATMUNG

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	l	q	c
Photosynthese						
Sproß						
0_2 µl/h	40,842	7,043	xx	xx	--	xx
0_2 µl/h/mg TG	1,489	0,663	xx	xx	--	xx
0_2 µl/h/mg N	24,490	8,871	xx	xx	xx	--
Atmung						
Wurzel						
0_2 µl/h	1,949	1,605	xx	xx	xx	--
0_2 µl/h/mg TG	0,2223	0,3792	xx	(n.berechn.)		
0_2 µl/h/mg N	4,6885	1,2846	xx	(n.berechn.)		

Tabelle 40b: PHOTOSYNTHESE UND ATMUNG

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

		x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Stat.Beurt.d.Differenz						
						$\frac{MQ_N}{R}$	x_1- x_4	x_1- x_3	x_1- x_2	x_2- x_4	x_2- x_3	x_3- x_4
Photosynthese												
Sproß 0_2 µl/h	E+	35,86	33,96	47,84	45,70	xx	xx	xxx	---	xx	xxx	---
	E-	9,71	15,20	1,01	2,24	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---
0_2 µl/h/mg TG	E+	1,178	1,113	1,641	2,332	xx	xxx	xx	---	xxx	xx	xx
	E-	0,821	1,269	0,099	0,262	xx	xxx	xxx	xx	xxx	xxx	xxx
0_2 µl/h/mg N	E+	15,648	15,005	31,855	46,855	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	x
	E-	13,738	23,500	1,275	3,921	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	---
Atmung												
Wurzel 0_2 µl/h	E+	2,236	1,698	1,538	2,325	xx	---	xx	xx	xx	---	xx
	E-	1,459	1,662	1,879	1,419	xx	---	x	---	---	x	xx

Bezieht man die Photosynthesewerte auf mg Trockengewicht und auf mg Stickstoffgehalt, so findet man Maxima bei einem 260 %igen Stickstoffangebot in der Nährlösung. Die Mittelwerte bei 20 %igen und 100 %igen Stickstoffgaben unterscheiden sich nur zufällig voneinander, liegen aber deutlich unter den Werten bei höherem Stickstoffangebot.

Durch die Entfernung des Endosperms verändert sich der Kurvenverlauf gut signifikant.

Ohne Endosperm gewachsene Pflanzen verbrauchen mit ihren Wurzeln weniger Sauerstoff als normal gewachsene. Bezieht man diese Bezugsgröße auf mg Trockengewicht, so erhöht sich der Atmungswert der Wurzeln, denen das Endosperm entfernt wurde. Auf mg Stickstoff bezogen, veratmen dagegen die Wurzeln deutlich mehr Sauerstoff, die durch die Wurzeln und das Endosperm versorgt werden. Diese Pflanzen besitzen ein Minimum bei einem 180 %igen Stickstoffangebot. Während ohne Endosperm gewachsene bei dieser Stickstoffgabe ein Maximum an Sauerstoffverbrauch haben.

4. Pigmentgehalt des Sprosses

Durch eine präparative Entfernung des Endosperms wird ebenfalls der Pigmentgehalt 10 Tage alter Maispflanzen gut signifikant beeinflußt.

Der Gehalt an Chlorophyll a und an Carotinoiden bleibt gleich oder verringert sich; Chlorophyll b-, der Gesamtchlorophyllgehalt, sowie der Gesamtpigmentgehalt erhöhen sich eindeutig (Tab. 41a). Dies trifft jedoch nur auf den jeweiligen Pigmentgehalt pro g Frischgewicht zu. Berechnet man die synthetisierte Pigmentmenge pro Sproß, so erhält man bei allen Analysengrößen auf Grund der großen Wachstumsunterschiede deutlich größere Pigmentgehalte für die mit Endosperm gewachsenen Pflanzen.

Tabelle 41a: PIGMENTGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	WW_{N-E} l	q	c
γ/g FG:						
Chl a	804,1	789,6	--	xx	--	--
Chl b	233,3	430,2	xx	xx	--	--
Car	281,3	237,5	xx	xx	xx	--
Chl a+b	1037,4	1218,4	xx	xx	xx	--
Gesamt-pigmente	1318,2	1446,5	xx	xx	xx	--
Chl a:b	3,453	1,836	xx	xx	xx	--
γ/cm^2 Sproß-fläche:						
Chl a	22,699	22,300	xx			
Chl b	6,603	12,110	xx			
Car	7,952	6,570	xx			
Chl a+b	29,271	34,259	xx	xx	xx	--
Gesamt-pigmente	37,187	40,938	xx	xx	xx	--
γ/Sproß:						
Chl a+b	418,3	174,9	xx	xx	xx	--
Gesamt-pigmente	531,5	209,0	xx	xx	xx	--

Bezieht man den Pigmentgehalt auf cm^2 Sproßfläche, so ergibt sich das gleiche Ergebnis wie bei dem Pigmentgehalt pro g Frischgewicht. Während sich die Mittelwerte des Chlorophyll a-gehaltes nur zufällig unterscheiden, erhöht sich der Chlorophyll b-gehalt gut signifikant. Der Carotinoidgehalt verringert sich nach Entfernung des Endosperms.

Tabelle 41b: PIGMENTGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

		x_1	x_2	x_3	x_4	$\frac{MQ_N}{R}$	Stat.Beurt.d.Differenz $x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
		20% N	100% N	180% N	260% N	R						
γ/FG												
Chl a	E+	849	724	795	848	xx	---	xx	---	---	---	xx
	E-	984	807	741	625	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx
Chl B	E+	274	233	213	212	xx	xx	xx	x	---	---	---
	E-	512	453	425	328	xx	xxx	xx	x	xx	---	xx
Car	E+	330	259	259	278	xx	xx	xx	xx	---	---	---
	E-	324	279	204	143	xx	xxx	xxx	x	xxx	x	x
Chl a+b	E+	1123	956	1009	1061	xx	x	xxx	xxx	xx	x	xxx
	E-	1497	1261	1166	953	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx
Gesamt-	E+	1453	1214	1268	1339	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	x
pigmente	E-	1821	1540	1370	1097	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx
Chl a:b	E+	3,098	3,107	3,732	4,000	xx	xxx	xx	---	xxx	xx	xx
	E-	1,922	1,781	1,744	1,905	xx	---	xx	xx	xx	---	xx
γ/cm² Sproß-fläche												
Chl a+b	E+	34,7	27,5	28,4	25,0	xx	xxx	x	x	---	---	---
	E-	43,9	43,4	32,8	24,4	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	xxx
Gesamt-	E+	44,9	34,9	35,6	31,5	xx	xxx	xx	xx	---	---	---
pigmente	E-	53,5	43,4	38,5	28,2	xx	xxx	xxx	xx	xxx	---	xx
γ/Sproß												
Chl a+b	E+	569	426	405	276	xx	xxx	xxx	xx	xxx	---	xxx
	E-	272	229	144	83	xx	xxx	xx	---	xxx	---	---
Gesamt-	E+	736	541	508	347	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	---	xx
pigmente	E-	331	280	169	96	xx	xxx	xx	---	xxx	xx	---

Der Quotient Chlorophyll a/b wird durch das Fehlen des Endosperms verringert, d.h. relativ gesehen wird bei dieser Versuchsbedingung mehr Chlorophyll b synthetisiert.

Bei allen Pigmentgehalten wird durch den Besitz oder das Fehlen des Endosperms die Stickstoffabhängigkeit beeinflußt. Die Beeinflussung (Wechselwirkung: Stickstoffstufen mit Endosperm) kann einem Polynom 1. oder 2. Grades angepaßt werden.

An Hand der Tabelle 41b können die unterschiedlichen Abhängigkeitsverläufe betrachtet werden.

Der Pigmentgehalt pro Sproß ist bei den mit Endosperm versehenen Pflanzen gut signifikant erhöht. Mit zunehmendem Stickstoffangebot in der Nährlösung verringert sich der Pigmentgehalt bei diesen Maispflanzen. Das gleiche Ergebnis konnte mit einem noch stärkeren Pigmentgehaltsabfall bei zunehmenden Stickstoffangebot für solche Pflanzen erzielt werden, die allein auf die Versorgung durch die Wurzel angewiesen sind.

Wird der Gesamtchlorophyllgehalt auf g Frischgewicht bezogen (Abb. 40), so erkennt man die deutlichen Unterschiede mit und ohne Endosperm gewachsener Maispflanzen. Sind die Pflanzen allein auf die Versorgung durch die Wurzel angewiesen, nimmt der Chlorophyllgehalt mit zunehmendem Stickstoffangebot in der Nährlösung nahezu linear ab. Der größte Chlorophyllgehalt pro g Frischgewicht kann bei Stickstoffmangel gefunden werden. Obwohl dies auch bei den vom Endosperm und von der Wurzel versorgten Pflanzen der Fall ist, findet man bei diesen ein Minimum des Chlorophyllgehaltes bei vollständiger Nährlösung (100 % N). Höhere Stickstoffgaben (180 % und 260 %) vergrößern die synthetisierte Chlorophyllmenge.

Die Stickstoffabhängigkeit des Pigmentgehaltes pro cm^2 Sproßfläche verhält sich bei mit und ohne Endosperm gewachsenen, 10 Tage alten Maispflanzen nahezu gleichartig. Mit zunehmendem Stickstoffangebot verringern sich die Werte. Bei den mit Endosperm gewachsenen Pflanzen unterscheiden sich die Mittelwerte der ausreichend und stärker mit Stickstoff versorgten Pflanzen (100 %, 180 % und 260 % N) nur zufällig voneinander. Ohne

CHLOROPHYLLGEHALT (γ/g FG)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

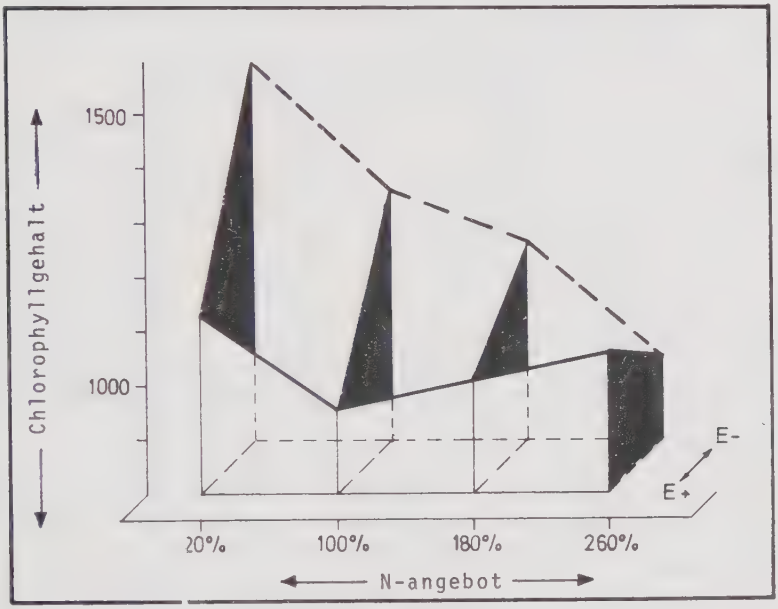


Abb. 40

Endosperm gewachsene Maissprosse haben zwischen den einzelnen Stickstoffstufen gleichmäßige Pigmentverluste, so daß der Abhängigkeitsverlauf einer Gerade angepaßt werden kann.

Durch die Entfernung des Endosperms werden im Sproß eindeutig weniger Pigmente synthetisiert.

Der relative Pigmentgehalt (γ/g FG und γ/cm^2) wird jedoch erhöht (Chlorophyll- und Gesamtpigmentgehalt).

Ebenso eindeutig beeinflußt die Entfernung des Endosperms die Stickstoffabhängigkeit aller Pigmente.

5. Stickstofffraktionen

Nach den morphologischen Untersuchungen folgten die analytischen gemäß dem Analysengang. Da aber das Wachstum der ohne Endosperm gewachsenen Maispflanzen deutlich geringer war, stand für die einzelnen Stickstofffraktionen nicht genügend Versuchsmaterial zur Verfügung, so daß nicht alle Unterfraktionen für das Wurzelsystem und den Sproß bestimmt werden konnten.

Gesamtstickstoffgehalt

Die deutlichen Wachstumsunterschiede von mit und ohne Endosperm gewachsenen Maispflanzen drücken sich auch in den pro Organ gefundenen Stickstoffmengen aus. Gut signifikant erhöht ist der Stickstoffgehalt (mg N/Pflanze) solcher Pflanzen, die durch die Wurzel und das Endosperm versorgt wurden (Tab. 42a). Ebenso deutlich liegt der Gesamtstickstoffgehalt im Sproß und in der Wurzel über den Werten der ohne Endosperm gewachsenen Maispflanzen.

In diesen Pflanzen ist der relative Stickstoffgehalt (mg N/mg TG) ebenfalls in allen Pflanzenteilen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % vermehrt enthalten.

Aus dem signifikanten Absinken der Sproß-Wurzelquotienten bei fehlendem Endosperm läßt sich entnehmen, daß das Wurzelsystem relativ gesehen mehr Stickstoffverbindungen enthält als der Sproß.

Der Stickstoffgehalt pro cm^2 Sproßfläche ist ebenfalls deutlich unter diesen Versuchsbedingungen erhöht.

Die Wechselwirkung der Stickstoffstufen mit dem Endosperm ergeben bis auf den Gesamtstickstoffgehalt der Wurzel (mg N/Wurzel) eine signifikante Beeinflussung, die einem Polynom 2. oder 3. Grades zugeordnet werden kann. Mit und ohne Endosperm gewachsene Maispflanzen zeigen eine unterschiedliche Abhängigkeit vom Stickstoffangebot in der Nährlösung (Tab. 42b). Der Gesamtstickstoffgehalt in der Wurzel (mg N/mg TG) steigt mit zunehmendem Stickstoffangebot bei beiden Pflanzengruppen deutlich an.

Tabelle 42a: GESAMTSTICKSTOFFGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-gehalt

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	WW_{N-E} l	q	c
mg N/mg TG						
Sproß	0,060800	0,074686	xx	xx	--	xx
Wurzel	0,047423	0,069730	xx	xx	xx	x
Quotient Sproß/Wurzel	1,071	0,928	x	xx	xx	--
mg N/cm^2 Sproßfläche						
Sproß	0,098	1,135	xx	xx	xx	x
mg N/Organ						
Sproß	1,6677	0,7939	xx	xx	xx	--
Wurzel	0,4157	0,2952	xx	--	--	--
Pflanze	2,0802	1,0827	xx	--	--	--
N % d.TG						
Sproß	5,081	6,468				
Wurzel	4,742	6,974				

Während die von der Wurzel und dem Endosperm versorgten Pflanzen zwischen den einzelnen Stickstoffstufen nur gering im Gesamtstickstoffgehalt ansteigen, verläuft die Stickstoffabhängigkeit ohne Endosperm gewachsener Pflanzen nahezu linear mit dem Angebot (Abb. 41). Alle Mittelwertdifferenzen sind sehr gut signifikant gesichert. Den größten Stickstoffgehalt findet man bei einer 260 %igen Stickstoffgabe.

Mit Endosperm gewachsene Maispflanzen haben im Sproß bei einem 100 %igen Stickstoffangebot ein Maximum des Gesamtstickstoffgehaltes (mg N/mg TG). Eine Verringerung oder Erhöhung des Angebotes verkleinert den Gehalt (Abb. 42).

Tabelle 42b: GESAMTSTICKSTOFFGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-gehalt ($x_{1,2,3,4}$)

		x_1	x_2	x_3	x_4	Stat.Berurt.d.Differenz						
		20% N	100% N	180% N	260% N	$\frac{MQ_N}{R}$	$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
mg N/mg TG												
Sproß	E+	0,05099	0,05456	0,05356	0,05214	xx	x	xx	xxx	xx	x	x
	E-	0,05174	0,05598	0,08028	0,06873	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	xxx
Wurzel	E+	0,04423	0,04575	0,04822	0,05149	xx	xxx	---	---	xx	---	---
	E-	0,05218	0,06509	0,07549	0,08617	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx	xxx
Quotient Sproß/Wurzel	E+	1,106	1,151	1,068	0,971	xx	x	---	---	x	---	---
	E-	1,144	0,831	1,037	0,775	xx	xxx	---	xx	---	xx	xxx
mg N/cm^2 Sproßfläche												
Sproß	E+	0,091	0,104	0,105	0,089	xx	---	xxx	xxx	xxx	---	xxx
	E-	0,114	0,100	0,181	0,168	xx	xx	xxx	---	xx	xxx	---
mg N/Organ												
Sproß	E+	2,2917	2,2632	1,5018	1,9828	xx	xxx	---	---	xxx	---	xxx
	E-	0,7568	0,6968	0,8422	0,6213	xx	xx	---	---	---	x	xx

WURZEL: GESAMTSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem
Stickstoffangebot

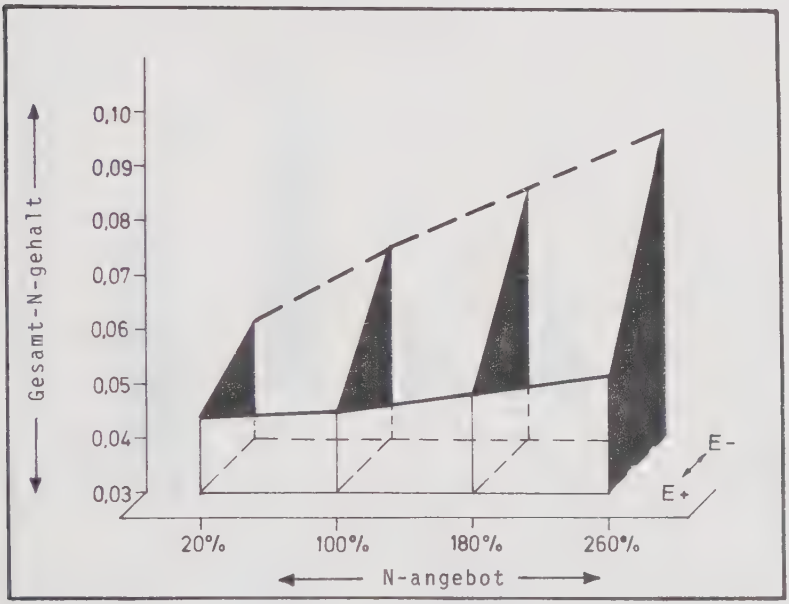


Abb. 41

Werden die Maispflanzen allein durch die Wurzel versorgt, so findet man ein Maximum des Gesamtstickstoffgehaltes bei 180 % Stickstoff und ein Minimum bei 100 %. Bestätigt werden diese Ergebnisse durch die Vergleichsgrößen: mg Stickstoff/cm^2 Sproßfläche und mg Stickstoff/Sproß.

SPROSS: GESAMTSTICKSTOFF (mg N/mg TG)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem
Stickstoffangebot

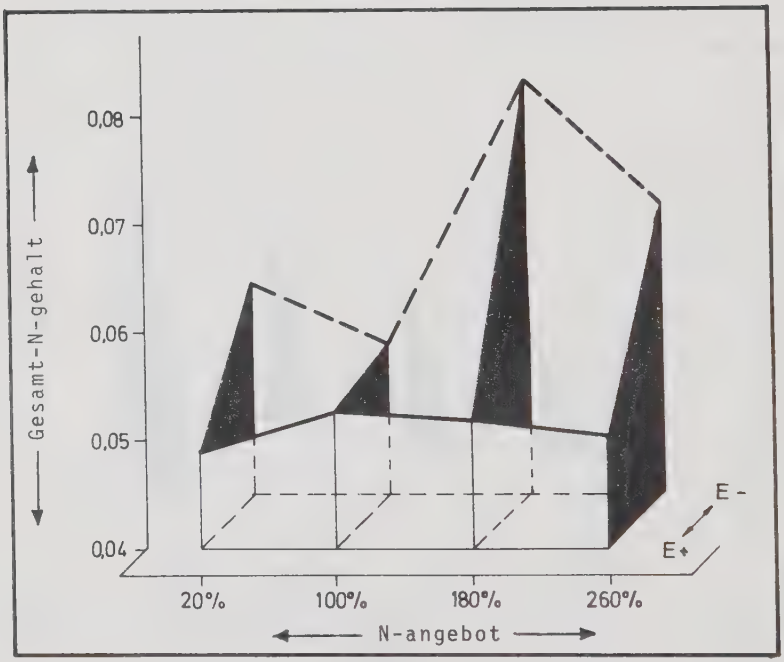


Abb. 42

Lösliche Stickstoffverbindungen

Nach Versetzung mit heißem Äthanol und anschließender Zentrifugation wurde im Überstand mit Hilfe der Mikrokjeldahlmethode der Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen bestimmt. Eine weitergehende Fraktionierung dieser Stickstoffverbindungen war auf Grund des geringen Versuchsmaterials nicht möglich.

Die Ergebnisse sind in der Tabelle 43a + b zusammengestellt. Da die Versuchsmaterialmenge bei den ohne Endosperm gewachsenen Pflanzen so gering war, daß der Gehalt in der Größenordnung des

Tabelle 43a: LÖSLICHE STICKSTOFFVERBINDUNGEN

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	WW_{N-E} l	q	c
mg N/Organ						
Sproß	0,1656	0,2167	xx	xx	xx	--
Wurzel	0,1830	--				
Pflanze	0,3489	--				
mg N/mg TG						
Sproß	0,00641	0,02056	xx	xx	xx	x
Wurzel	0,01714	--				
mg N/Organ % Gesamt-N						
Sproß	9,930	27,296				
Wurzel	44,022	--				
Pflanze	16,772	--				

Versuchsfehlers lag, beschränken sich die Aussagen auf die Ergebnisse der Sproßanalysen. Trotz der Wachstumsunterschiede zu Gunsten der mit Endosperm gewachsenen Pflanzen, wurden bei den nur durch die Wurzel versorgten Maissprößlingen mehr lösliche Stickstoffverbindungen (27,296 % im Gegensatz zu 9,930 % des Gesamtstickstoffgehaltes) analysiert.

Das gleiche Ergebnis trifft für die Bezugsgröße mg Stickstoff pro mg Trockengewicht zu. Da nur Sproßanalysenwerte vorlagen, konnte die Beeinflussung der Stickstoffabhängigkeit ebenfalls nur für den Sproß geprüft werden. Die signifikante Wechselwirkung: Stickstoffstufen mit Endosperm besagt, daß mit und ohne Endosperm gewachsene Maispflanzen verschieden auf ein unterschiedliches Stickstoffangebot in der Nährlösung reagieren.

Tabelle 43b: LÖSLICHE STICKSTOFFVERBINDUNGEN

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	$\frac{MQ_N}{R}$	Stat.Beurt.d.Differenz x_1-x_4	x_1-x_3	x_1-x_2	x_2-x_4	x_2-x_3	x_3-x_4
mg N/Organ											
Sproß E+	0,1242	0,0766	0,2613	0,2003	xx	xx	xxx	x	xxx	xxx	x
Sproß E-	0,4197	0,0853	0,1466	0,2152	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	x	xx
mg N/mg TG											
Sproß E+	0,00408	0,00251	0,00896	0,01022	xx	xxx	xxx	x	xxx	xxx	---
Sproß E-	0,03547	0,00718	0,01453	0,02508	xx	---	xxx	xx	xx	---	---

Mit Endosperm gewachsene Pflanzen haben ein Maximum an im Sproß synthetisierten und lokalisierten löslichen Stickstoffverbindungen bei 180 % Stickstoff, ohne Endosperm gewachsene bei 100 %. Wird der Stickstoffgehalt auf mg Sproßtrockengewicht bezogen (Abb. 43), so erkennt man für beide Versuchsbedingungen ein Minimum an löslichen Stickstoffverbindungen bei einem 100 %igen Stickstoffangebot in der Nährlösung.

SPROSS: LÖSLICHE STICKSTOFFVERBINDUNGEN (mg N/mg TG)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot
(Zea mays, 10 Tage alt)

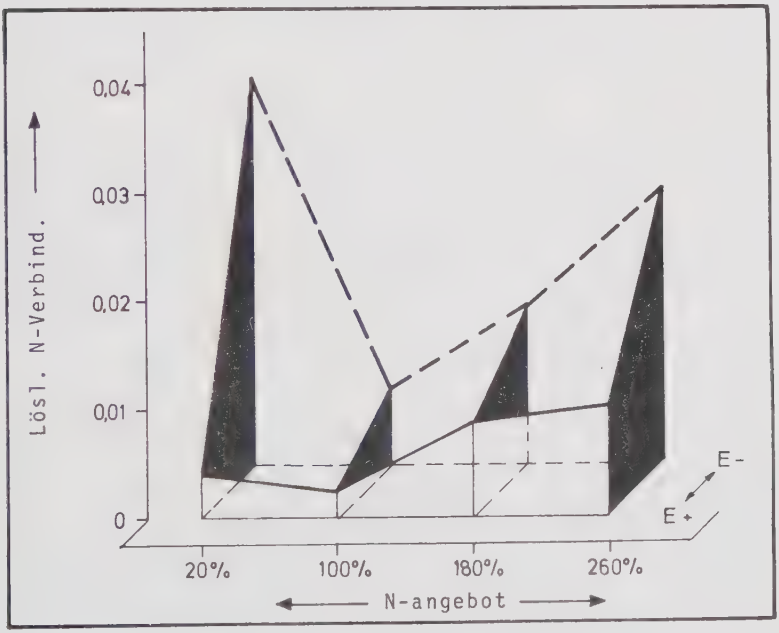


Abb. 43

Eine Erhöhung oder Verringerung des Stickstoffangebotes erhöht den Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen Bei mit Endosperm gewachsenen Maispflanzen wird durch größere (180 % und

260 %) Stickstoffgaben der Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen stärker erhöht als im Stickstoffmangel. Umgekehrt verhalten sich ohne Endosperm gewachsene Pflanzen, die nur bei einem 20 %igen Stickstoffangebot den größten Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen besitzen.

Wird das Endosperm entfernt, so erhöht sich im Sproß eindeutig der Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen, sowohl die insgesamt synthetisierte Menge als auch der Gehalt pro mg Trockengewicht. Auch die Stickstoffabhängigkeit wird signifikant beeinflußt.

Protein- Nucleinsäurenstickstoff

Mit Hilfe der Mikrokjeldahlmethode wurde der Rückstand der Äthanolzentrifugation auf den Stickstoffgehalt hin untersucht. Der gefundene Stickstoff ist an Proteine oder Nucleinsäuren gebunden.

Nach Entfernung des Endosperms findet man im Sproß erheblich weniger Protein- Nucleinsäurenstickstoff (56,455 % des Gesamt-N-gehaltes) als bei normal gewachsenen Pflanzen (95,184 % des Gesamt-N-gehaltes). In der Wurzel findet man ein umgekehrtes Verhältnis (Tab. 44a). Pflanzen, die nur durch die Wurzel versorgt werden, haben einen höheren Protein-, Nucleinsäurenstickstoffgehalt (102,0 % gegenüber 54,99 % des Gesamt-N-gehaltes).

Statistisch gut absichern läßt sich auch die Wechselwirkung: Stickstoffstufen mit Endosperm. Das Fehlen oder Vorhandensein des Endosperms beeinflußt die Abhängigkeit vom Stickstoffangebot in der Nährlösung (Tab. 44b).

Ohne Endosperm gewachsene Pflanzen haben im Sproß ein Maximum des Protein-, Nucleinsäurengehaltes bei einer 180 %igen Stickstoffgabe, während bei Stickstoffmangel die geringste Stickstoffmenge analysiert werden konnte.

Tabelle 44a: PROTEIN- NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	l	q	c
mg N/Organ						
Sproß	1,5874	0,4482	xx	xx	xx	--
Wurzel	0,2286	0,3086	xx	--	--	--
Pflanze	1,8162	0,7570	xx	--	--	--
mg N/mg TG						
Sproß	0,05629	0,04290	xx	xx	xx	x
Wurzel	0,02608	0,08202	xx	xx	xx	
mg N/Organ % Gesamt-N						
Sproß	95,184	56,455	xx	--	--	--
Wurzel	54,992	102,010	xx	--	--	--
Pflanze	87,309	69,918	xx	--	--	--

In der Wurzel findet man das Maximum bei einem 100 %igen Stickstoffangebot in der Nährlösung (Abb. 44). Bei der Vollnährlösung (100 % N) unterscheiden sich mit und ohne Endosperm gewachsene Pflanzen am stärksten, da die einen (ohne Endosperm) ein Maximum die anderen (mit Endosperm) ein Minimum an Protein-, Nucleinsäurenstickstoff aufweisen.

Tabelle 44b: PROTEIN- NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

		20% N	100% N	180% N	260% N	Stat.Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	$x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
mg N/Organ												
Sproß	E+	2,1575	2,1836	1,2307	0,7778	xx	xxx	x	---	xxx	x	---
	E-	0,2853	0,5135	0,6418	0,3522	xx	xxx	xxx	xxx	xxx	xx	xxx
mg N/mg TG												
Sproß	E+	0,07081	0,07158	0,04228	0,04048	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	---
	E-	0,02411	0,04290	0,06348	0,04110	xx	xxx	xxx	xxx	---	xxx	xxx
Wurzel	E+	0,02478	0,02100	0,02727	0,03126	xx	xx	---	---	xx	---	---
	E-	0,05663	0,13081	0,06866	0,07198	xx	xxx	xx	xxx	xxx	xxx	---

WURZEL: PROTEIN- NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

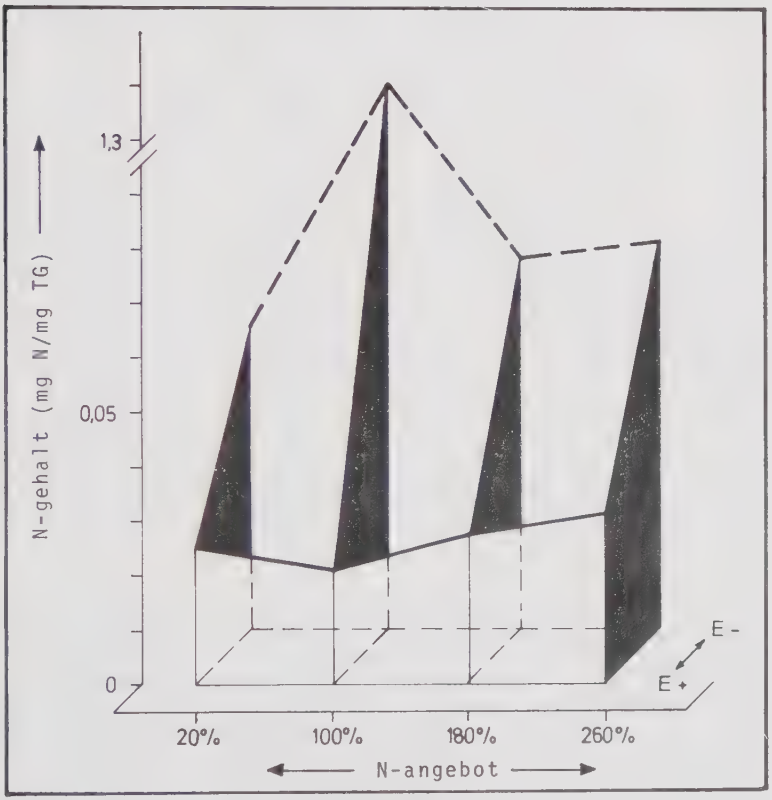


Abb. 44

Proteingehalt und Proteinstickstoff

Durch Totalhydrolyse mit 10 %iger Trichloressigsäure und anschließender Zentrifugation werden Proteine (Rückstand) und Nucleinsäuren (Überstand) analytisch getrennt. Der Proteingehalt wurde mit Hilfe der Lowrymethode bestimmt. Da zu wenig Analysenmaterial zur Verfügung stand, wurde nur durch Umrechnung der Proteinstickstoff (Faktor 6,25) ermittelt.

Tabelle 45a: PROTEINGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Statistische Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$	l	q	c
γ/mg TG						
Sproß	65,448	80,910	xx	xx	xx	x
Wurzel	58,400	133,110	xx	xx	xx	x
Sproß/Wurzel	1,121	0,313	xx	(n.berechn.)		
γ/cm^2 Sproß-fläche	125,64	170,40	xx	xx	xx	xx
mg/Organ						
Sproß	1,8019	0,8791	xx	xx	xx	x
Wurzel	0,5116	1,0923	xx	--	--	--
Pflanze	2,3136	1,9713	xx	--	--	--

Wie die Tabelle 45a zeigt, erhöht sich der Proteingehalt (γ/mg TG) gut signifikant, wenn die Maispflanzen ohne Endosperm gewachsen sind. Dies trifft für den Sproß und das Wurzelsystem zu. Wie der Quotient Sproß/Wurzel zeigt, vergrößert sich der Proteingehalt relativ in der Wurzel stärker als im Sproß. Bei allen Analysengrößen zeigt sich eine deutliche Beeinflussung der Stickstoffabhängigkeit durch das Fehlen oder Vorhandensein des Endosperms. Verdeutlicht wird das in den Abbildungen 45 und 46, die die Abhängigkeit des Proteinstickstoffs im Sproß und in der Wurzel zeigen.

Der Proteinstickstoff (mg N/mg TG) besitzt bei den mit Endosperm gewachsenen Maispflanzen im Sproß ein Maximum bei 100 %igem Stickstoffangebot. Wird das Endosperm entfernt, so findet man erst bei einer 180 %igen Stickstoffgabe den größten

Tabelle 45b: PROTEINGEHALT

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

		x_1 20% N	x_2 100% N	x_3 180% N	x_4 260% N	Stat.Beurt.d.Differenz $\frac{MQ_N}{R}$	x_1 - x_4	x_1 - x_3	x_1 - x_2	x_2 - x_4	x_2 - x_3	x_3 - x_4
γ/mg TG												
Sproß	E+	51,72	83,29	63,70	63,08	xx	x	x	xxx	xx	xx	---
	E-	90,29	77,30	123,11	32,94	xx	xxx	xxx	x	xx	xxx	xxx
Wurzel	E+	72,50	71,95	48,45	40,70	xx	xx	x	---	xx	x	---
	E-	190,48	246,12	47,32	48,51	xx	xxx	xxx	xx	xxx	xxx	---
γ/cm^2 Sproß-fläche	E+	95,97	164,21	130,28	112,08	xx	---	xx	xxx	xx	---	---
	E-	172,62	143,31	282,96	82,69	xx	xxx	xxx	---	xx	xxx	xxx
mg/Organ												
Sproß	E+	1,5749	2,5404	1,8565	1,2357	xx	---	---	xx	xxx	xx	---
	E-	1,0678	0,9244	1,2422	0,2820	xx	xxx	---	---	xx	---	xxx

SPROSS: PROTEINSTICKSTOFF
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

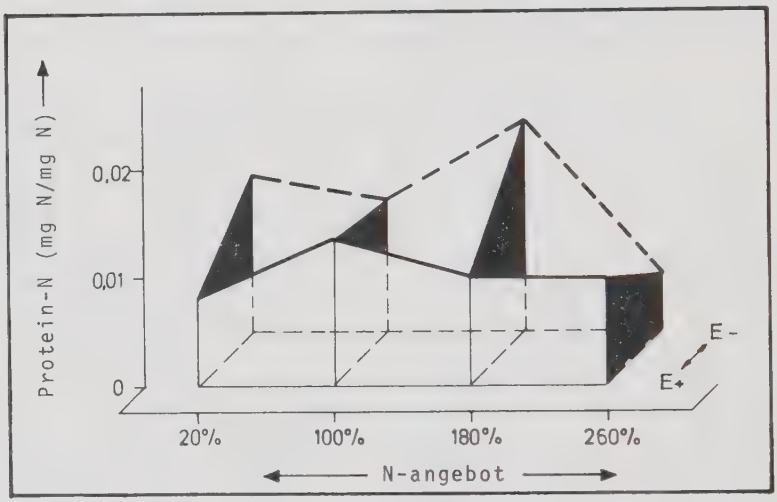


Abb. 45

Proteinstickstoffgehalt. In der Wurzel (Abb. 46) sind die Werte bei einem 20 %igen und 100 %igen Stickstoffangebot bei den durch das Endosperm und die Wurzel versorgten Pflanzen nur zufällig voneinander verschieden. Übernimmt die Wurzel allein die Versorgung zeigt sich ein deutliches Maximum bei Verwendung der Vollnährlösung (100 % N).

Während im Sproß durch die Entfernung des Endosperms der Proteinstickstoff sich nur in bezug auf den Anteil am Protein-, Nucleinsäurenstickstoff verändert hat, nimmt er in der Wurzel einen wesentlich größeren Anteil am Gesamtstickstoff ein (Tabe. 46).

Tabelle 46: PROTEINSTICKSTOFF
Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Stat.Beurt. $\frac{MQ_E}{R}$
mg N/Organ			
Sproß	0,2883	0,1407	xx
Wurzel	0,0819	0,1748	xx
Pflanze	0,3702	0,3154	xx
mg N/mg TG			
Sproß	0,01047	0,01295	xx
Wurzel	0,00934	0,04130	
mg N/Organ % d.Gesamt-N			
Sproß	17,29	17,72	--
Wurzel	19,70	59,14	xx
Pflanze	17,79	29,13	xx
mg N/Organ % d.Prot.-,Nucl.-N			
Sproß	18,16	31,39	xx
Wurzel	35,81	56,64	xx
Pflanze	20,38	41,66	xx

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Entfernung des Endosperms eine Vergrößerung des Proteinstickstoffanteiles sowohl am Gesamtstickstoff als auch am Protein-, Nucleinsäurenstickstoff bedeutet.

WURZEL: PROTEINSTICKSTOFF
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

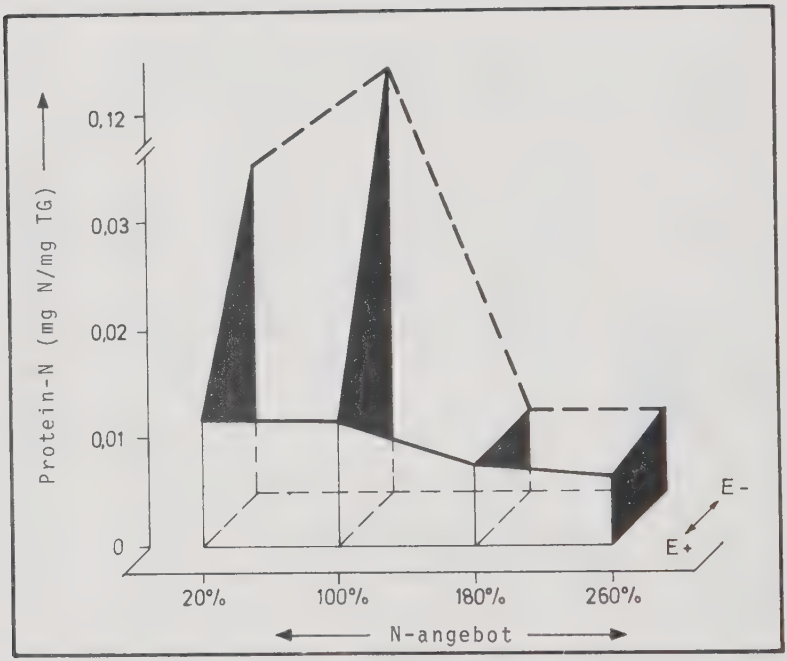


Abb. 46

Nucleinsäurenstickstoff

Entsprechend umgekehrt verhält sich der Anteil des Nucleinsäurenstickstoffes. Die Entfernung des Endosperms bewirkt eine Verringerung des Nucleinsäurenstickstoffgehaltes (Tab. 47a). Lediglich der Nucleinsäurenstickstoffgehalt in der Wurzel (mg N/mg TG) vergrößert sich. An Hand des Quotientenvergleiches läßt sich erkennen, daß sich durch die Entfernung des Endosperms beim Wachstum relativ gesehen nach 10 Tagen mehr Nucleinsäurenstickstoff in der Wurzel befindet.

Gut signifikant beeinflußt das Endosperm auch die Abhängigkeit von unterschiedlichen Stickstoffangeboten in der Nährlösung (Tab. 47b).

Tabelle 47a: NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot

	mit Endosperm	ohne Endosperm	Stat.Beurteilung $\frac{MQ_E}{R}$	l	q	c
mg N/Organ						
Sproß	1,2983	0,3071	xx	xx	xx	--
Wurzel	0,1460	0,1725	xx	--	--	--
Pflanze	1,4440	0,4789	xx	(n.berechn.)		
mg N/mg TG						
Sproß	0,04578	0,02993	xx	xx	x	x
Wurzel	0,01670	0,04072	xx	xx	xx	--
Sproß/Wurzel	2,744	0,735	xx	(n.berechn.)		
mg N/Organ: % d.Gesamt-N						
Sproß	77,85	38,67	xx			
Wurzel	35,12	58,45	xx			
Pflanze	69,40	44,22	xx			
mg N/Organ: % d.Prot.-, Nucl.-N						
Sproß	81,79	68,52	xx			
Wurzel	63,92	55,89	xx			
Pflanze	79,52	63,26	xx			

Während sich bei den mit Endosperm gewachsenen Pflanzen im Sproß der Nucleinsäurenstickstoff mit zunehmendem Stickstoffangebot verringert, findet man bei alleiniger Versorgung durch die Wurzel ein Maximum bei einem 180 %igen Stickstoffangebot. Andere Stickstoffgaben verringern den Stickstoffgehalt (Abb. 47).

Tabelle 47b: NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF

Zea mays, 10 Tage alt mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem N-angebot ($x_{1,2,3,4}$)

	20% N	100% N	180% N	260% N	$\frac{MQ_N}{R}$	Stat.Beurt.d.Differenze $x_1 - x_4$	$x_1 - x_3$	$x_1 - x_2$	$x_2 - x_4$	$x_2 - x_3$	$x_3 - x_4$
mg N/Organ											
Sproß E+	1,9034	1,7764	0,9334	0,5800	xx	xxx	xxx	---	xxx	xxx	xx
Sproß E-	0,1143	0,3652	0,4424	0,3064	xx	xx	xxx	xx	xxx	xxx	xx
mg N/mg TG											
Sproß E+	0,06251	0,05825	0,03204	0,03033	xx	xxx	xxx	x	xxx	xxx	---
Sproß E-	0,00965	0,03051	0,04375	0,03582	xx	xxx	xxx	xxx	---	x	x
Wurzel E+	0,01311	0,00949	0,01951	0,02471	xx	xxx	xx	x	xxx	xxx	---
Wurzel E-	0,02614	0,01143	0,06108	0,06421	xx	xxx	xxx	x	xxx	xxx	---

SPROSS: NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

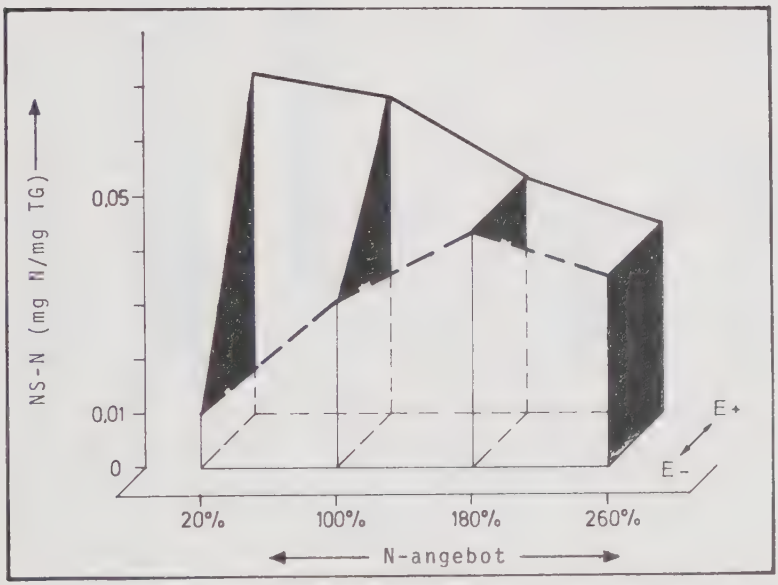


Abb. 47

In der Wurzel liegt bei beiden Versuchsbedingungen ein Minimum an Nucleinsäurenstickstoff vor, wenn die 100 %ige Stickstoffnährlösung verwendet wurde. Besonders hohe Stickstoffgehalte werden bei hohem Stickstoffangebot (180 % und 260 %) analysiert. Die Werte liegen dabei bei den ohne Endosperm gewachsenen Pflanzen deutlich höher.

WURZEL: NUCLEINSÄURENSTICKSTOFF
(Zea mays, 10 Tage alt)
mit und ohne Endosperm bei unterschiedlichem Stickstoffangebot

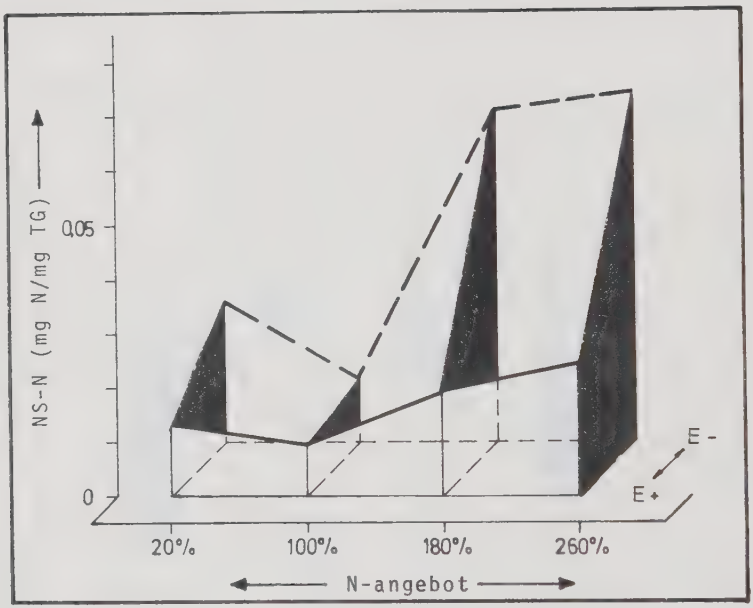


Abb. 48

6. Zusammenfassung zu III

Das Fehlen des Endosperms beeinflußt das Wachstum und die Abhängigkeit von unterschiedlichen Stickstoffangeboten in der Nährlösung deutlich. Durch das Entfernen des Nährgewebes ist die Pflanze ausschließlich auf die Versorgung durch die Wurzel angewiesen. Zusammenfassend werden die Ergebnisse von der Pflanzengruppe dargestellt, die ohne Endosperm gewachsen ist.

Durch das Fehlen des Endosperms wird das Wachstum verringert. Bei einem Stickstoffangebot von 100 % sind die Sprosse am stärksten gewachsen. Eine Verringerung oder Erhöhung der Stickstoffgaben vermindert das Wachstum.

Im Sproß werden mehr Chlorophylle und andere Pigmente synthetisiert. Dabei wird relativ mehr Chlorophyll b als Chlorophyll a eingelagert. Mit zunehmendem Stickstoffangebot findet man eine lineare Abnahme der Pigmentgehalte.

Die ganze Pflanze enthält mehr Gesamtstickstoff. Besonders im Wurzelsystem werden mehr Stickstoffverbindungen abgelagert. Diese Erhöhung beruht auf einer Erhöhung der löslichen Stickstoffverbindungen im Sproß und der Protein-, Nucleinsäurenstickstoffgehalte in der Wurzel. Die Fraktion: Protein-, Nucleinsäurenstickstoff wird besonders durch eine sehr deutliche Erhöhung der Proteinstickstoffgehalte vergrößert.

Die Stickstoffabhängigkeit wird im Sproß deutlich beeinflußt, in der Wurzel nur in geringem Maße. Bei 180 % Stickstoff findet man ein Maximum des Gesamtstickstoffgehaltes. Die löslichen Stickstoffverbindungen haben bei der Verwendung der Vollnährlösung einen Minimalwert, die Protein-, Nucleinsäurenstickstoffgehalte ein Maximum. Die Erhöhung oder Verminderung der Stickstoffgaben verändert die Stickstoffgehalte in umgekehrter Relation.

IV. Einfluß der Art des Substrates auf Wachstum und Stickstoffraktionen

1. Methodisches

Wie im Methodenteil schon erwähnt, wurde bei der Bearbeitung der Gesamtfragestellung auch die Art des Substrates beim 10tägigen Wachstum verändert. Während in Vermiculit-Nährlösungskulturen die Maispflanzen Kontakt zu einer festen Bodenphase hatten, wurde in der Hauptzahl der Versuchsreihen eine "stehende" Wasserkultur verwendet. Diese Kulturmethode erlaubte eine optische Kontrolle des Wurzelwachstums während der Versuchszeit.

Zahlreiche Ergebnisse (morphologische und analytische) der Vermiculitmethode besaßen jedoch nur geringen Aussagengehalt, da die Varianzen innerhalb der Stichproben sehr groß waren. Stati-

stisch konnten diese Ergebnisse nicht abgesichert werden, da die Standardabweichungen (teils über 10 % der Bezugsgröße) und der Versuchsfehler (teils bis 50 % und mehr) keine Signifikanzberechnung mit Hilfe von Varianzanalysen zuließen.

Bei Verwendung der Wasserkulturmethode konnten bessere Resultate (geringere Standardabweichungen und kleinere Versuchsfehler) erzielt werden. Die in Kapitel II. und III. ermittelten Ergebnisse wurden nach Anzucht der Pflanzen bei diesen Versuchsbedingungen erzielt.

In wieweit die Art des verwendeten Substrates einen Einfluß auf die zu untersuchende Fragestellung ausübt, muß durch einen Vergleich der beiden Versuchsbedingungen: Vermiculit- und Wasserkultur geklärt werden.

Da Ergebnisse aus den Vermiculit-Nährlösungskulturen nur in beschränktem Maße zur Verfügung standen, können nur Wachstumsgrößen und die Gesamtstickstoffgehalte verglichen werden.

2. Beeinflussung durch unterschiedliche Stickstoffangebote

Im Kapitel II. wurden die Wachstumsänderungen von 10 Tage alten Maispflanzen durch 4 unterschiedliche Stickstoffangebote in der Nährlösung ausführlich dargestellt. Alle morphologischen Bezugsgrößen zeigten eine deutliche Beeinflussung. In allen Fällen läßt sich die Stickstoffabhängigkeit durch ein Polynom 2. Grades ausdrücken. Läßt man die Maispflanzen in Vermiculit wachsen, so erbringt die statistische Absicherung für das Primärwurzelwachtum keinerlei signifikante Unterschiede. Neben den Primärwurzeln haben sich die sproßbürtigen Wurzeln bei den jungen Maispflanzen ausgebildet. Wenn Maispflanzen in Wasserkultur gehalten werden, bilden sich nur äußerst selten sproßbürtige Wurzeln aus. Regelmäßig geschieht dies erst bei längerem Wachstum (15.-20. Tag).

Ein deutlicher Unterschied im Wurzelsystem bildet sich durch die Verwendung der Wasserkultur heraus. In Vermiculit gewachsene Maispflanzen zeigen in der Länge und im Trockengewicht der

sproßbürtigen Wurzeln eine deutliche Abhängigkeit vom Stickstoffangebot. Bei einem 100 %igen und 180 %igen Angebot sind die sproßbürtigen Wurzeln am stärksten gewachsen. Extrem hohe (260 %) und extrem geringe (20 %) Stickstoffgaben hemmen das Wachstum. Den gleichen Kurvenverlauf findet man beim Sproßwachstum dieser Maispflanzen: Geringeres Wachstum bei extremen Stickstoffangeboten, stärkeres Wachstum bei ausreichenden Stickstoffgaben.

Der Gesamtstickstoffgehalt der Pflanzen verändert sich bei beiden verwendeten Kulturmethoden signifikant durch die unterschiedlichen Stickstoffangebote. Während der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) der Wasserkulturpflanzen in der Wurzel nahezu linear mit zunehmendem Stickstoffangebot in der Nährlösung ansteigt, findet man bei Maispflanzen, die in Vermiculit gewachsen sind, ein Minimum des Gesamtstickstoffgehaltes bei Verwendung des 100 %igen Stickstoffangebotes. Im Sproß verhält sich der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) bei diesen Pflanzen gleichartig. Wachsen die Pflanzen dagegen in der Nährlösung, so kann man ein Maximum des Gesamtstickstoffgehaltes im Sproß bei einem 80 %igen Stickstoffangebot analysieren.

3. Beeinflussung durch Entfernung des Endosperms

Die Entfernung des Endosperms beeinflußt das 10tägige Wachstum aller Maispflanzen gut signifikant. Die Art des verwendeten Substrats hat keinen Einfluß.

Im Sproß und in der Wurzel wird das Wachstum deutlich verringert. Der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) wird bei beiden Versuchsbedingungen durch die alleinige Versorgung durch die Wurzel in der ganzen Pflanze erhöht. Der Anteil des Gesamtstickstoffes am Trockengewicht vergrößert sich sowohl im Sproß als auch in noch stärkerem Maße, in der Wurzel. Bei den Wasserkulturpflanzen bewirkte die Entfernung des Endosperms nur im Sproß einen unterschiedlichen Wachstumsverlauf (TG und FG) für mit und ohne Endosperm gewachsene Pflanzen.

Waren die Pflanzen in Vermiculit gewachsen, wurde das Sproß- und Wurzelwachstum gut signifikant in der Stickstoffabhängigkeit durch das Fehlen oder Vorhandensein des Endosperms verändert. In fast allen Fällen findet man bei den mit Endosperm gewachsenen Pflanzen ein Maximum des Wachstums bei 100 %igem oder 180 %igem Stickstoffangebot. Diese Stickstoffgaben bewirken bei fehlendem Endosperm minimale Wachstumswerte.

Der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) erhöht sich bei mit und ohne Endosperm gewachsenen Maispflanzen in den Wurzeln nahezu linear mit zunehmendem Stickstoffangebot. Dabei ist es gleichgültig, ob sie in der Wasserkultur oder im Vermiculit gewachsen sind. Dies trifft ebenfalls auf das Sproßsystem zu. Mit Endosperm gewachsene Pflanzen haben einen minimalen Gesamtstickstoffgehalt bei einem 100 %igen Stickstoffangebot. Die aufgenommene und gelagerte Stickstoffmenge vergrößert sich bei einer Erhöhung oder Verminderung des Stickstoffangebotes.

4. Zusammenfassung zu IV

Durch die Verwendung einer festen Bodenphase (Vermiculit-Nährlösungskultur) wird besonders das Wurzelwachstum beeinflußt. Bei einem 10tätigen Wachstum bilden Maispflanzen, die in einer Wasserkultur gewachsen sind, nur in den seltensten Fällen neben der Primärwurzel noch sproßbürtige Wurzeln aus. Sie scheinen empfindlicher auf Umweltbedingungen zu reagieren als die Primärwurzel (signifikante Stickstoffabhängigkeit und vgl. I. Einfluß verschiedener Lichtintensitäten).

Da die Ergebnisse für die in Vermiculit gewachsenen Maispflanzen statistisch schlechter und nur ungenau abgesichert werden können, scheint die Abhängigkeit von den unterschiedlichen Stickstoffangeboten bei Wasserkulturpflanzen eher zur Diskussion der Fragestellung geeignet.

Durch die Entfernung des Endosperms wird das Wachstum bei beiden verwendeten Substratarten verringert, der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/mg TG) jedoch erhöht.

In 2 Versuchen wurde untersucht, ob ein isoliertes Wurzelwachstum anders auf unterschiedliche Stickstofffraktionen reagiert. Nach 5 Tagen wurde diesen Pflanzen der Sproß entfernt, und die Wurzel mit und ohne Endosperm bei den unterschiedlichen Stickstoffgaben in der Nährlösung wachsen gelassen.

Durch die Isolierung der Wurzel verringert sich die Wurzellänge und das Wurzeltrockengewicht gut signifikant. Dagegen ändert sich das Wurzelfrischgewicht nicht. Die durch die unterschiedlichen Stickstoffangebote und die Entfernung des Endosperms hervorgerufenen Wachstumsunterschiede der Wurzeln werden durch die Isolierung vom Sproß nur unwesentlich verändert.

D. DISKUSSION

Durch die Schaffung geeigneter, gut kontrollierbarer Kulturmethoden und durch die Verwendung eines möglichst indifferenten Kulturmediums (Wasserkultur) wurde die natürliche, biologische Variabilität der Versuchsobjekte auf ein vernachlässigbares Minimum reduziert. Exakte Ergebnisse für die Abhängigkeit eines auf die Maiswurzel unmittelbar einwirkenden Wachstumsfaktors (Stickstoffangebot ließen sich durch die Wasserkulturmethode erzielen.

Schon TIETZ (1975) konnte zeigen, daß Wurzelsysteme je nach verwendeter Kulturmethode einen sehr unterschiedlichen Gehalt an Wirkstoffen besitzen. Dabei konnte er nachweisen, daß in der Reihenfolge der Kultursubstrate Vermiculit-Bimskies, Sand und Wasser der Kontakt zum Kulturmedium erhöht wird.

Bei der Diskussion der Ergebnisse muß beachtet werden, daß zum einen die analytischen Ergebnisse des Pigment- und des Gesamtstickstoffgehaltes, sowie die Fraktionierung in lösliche Stickstoffverbindungen und Protein-, Nucleinsäurenstickstoff als absolutes Bezugssystem auf das einzelne Individuum, zum anderen auf das ganze, auf den Stoffgehalt zu untersuchende Organ bezogen wurden.

Als relative Bezugssysteme wurden das Frischgewicht und das Trockengewicht sowie die Fläche der untersuchten Objekte verwendet. Da aber Frisch- und Trockengewichte besonders bei stark wachsenden Geweben wie bei jungen Maispflanzen keineswegs einen synchronen Verlauf zeigen (KEYSSNER und TAUBÖCK 1933), muß der meist recht hohe Wassergehalt der Pflanzen oder ihrer Organe als variable Größe bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden.

Bei den 10 Tage alten Maispflanzen reichte das Versuchsmaterial nicht für eine größere Fraktionierung mit exakten Analysen der Einzelpflanzen aus. Da der Entwicklungszustand des Versuchsmaterials im Zeitpunkt der Einzelanalysen und der Pooleffekt durch die Vereinigung des Versuchsmaterials schwer zu charakterisieren und zu reproduzieren sind, können die Analysenwerte nur in ihrer Relation zueinander und als relative Bezugsgrößen einer genau zu diskutierenden Entwicklungsituation bewertet und mit anderen Autoren verglichen werden.

Das Wachstum und die Stickstoffverhältnisse 10 Tage alter Maispflanzen werden durch die physiologisch wirksame Strahlung (300 lux - 4 800 lux, $1{,}9 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec - $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec) deutlich beeinflußt. Durch die Anzucht unter Schwachlichtbedingungen ($1{,}9 \cdot 10^3$ und $3{,}2 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec) verringerte sich zwar der pro Organ synthetisierte Gesamtstickstoffgehalt um 6 - 8 %, der relative Stickstoffgehalt (mg N/mg TG) wurde jedoch in allen Pflanzenteilen erhöht.

Für den Sproß läßt sich dieses Ergebnis dadurch erklären, daß die Chloroplasten 1/4 des Trockengewichtes der Blätter ausmachen, aber auch 40 % des Gesamtstickstoffgehaltes enthalten (GRANICK 1938, COMAR 1942). Verringert sich das Wachstum (TG) durch einen Wachstumsfaktor deutlich, dagegen der Gesamtstickstoffgehalt (mg N/Organ) nur geringfügig, so wird der relative Stickstoffgehalt (mg N/mg TG) erhöht erscheinen. In engster Weise sind so Stickstoffverhältnisse, Pigmentgehalte und Wachstum im Sproß miteinander verbunden und müssen ebenso diskutiert werden.

Durch verschiedene Lichtintensitäten wird der Kohlenstoffstoffwechsel und damit der gesamte Intermediärstoffwechsel und das Wachstum einer Pflanze beeinflußt. Der Gehalt an photosynthetisch aktiven Pigmenten stellt ein Bindeglied zum Stickstoffstoffwechsel dar. Der Beeinflußbarkeit dieser Stoffgruppe galt bei den Untersuchungen besonderes Interesse.

In unseren Versuchen verringerte sich bei geringen Lichtintensitäten neben dem Wachstum auch der Pigmentgehalt deutlich um 20 - 30 %. Dagegen berichten andere Autoren sogar von einer Erhöhung der Chlorophyllgehalte. Diese unterschiedlichen Ergebnisse können sicherlich mit durch die verwendeten Lichtquellen und Strahlungsintensitäten, die teilweise nur unzureichend charakterisiert sind, erklärt werden.

Ähnliche Ergebnisse wie in unseren Versuchen diskutiert und erklärt HAGER (1957) mit einem Mangel an Photosynthesevorstufen. Und obwohl GABRIELSEN (1940) eine starke Korrelation der Chlorophyllkonzentration zur Photosyntheseintensität findet, können andere Autoren zeigen, daß mehr als optimale Konzentrationen keine höhere Photosynthese- oder Beleuchtungsausnutzung ergeben. So berichten auch WILD und MÜLLENBECK (1973) davon, daß eine Anzucht der lichtliebenden C_4-Pflanze Zea mays unter verschiedenen Lichtintensitäten keine Veränderungen im Photosyntheseapparat bewirkt.

Obwohl das normale Wachstum der Pflanzen bei Lichtmangel gehemmt wird, steht der Photosynthesemechanismus dem unter normalen Lichtverhältnissen nicht nach. Die Chlorophyllkonzentration darf deshalb nicht für sich alleine als ökologischer Faktor bewertet werden, da außerdem die Chlorophyllkonzentration bei den meisten grünen Blättern von einer solchen Größenordnung ist, daß sie nicht einmal im schwachen Licht eine photosynthesebegrenzende Wirkung erhält (TRESHOW 1970, GOTTSCHALK 1964).

Die Erniedrigung der Pigmentgehaltquotienten (Chlorophyll a:b und Chlorophyll:Carotinoide) im Schwachlicht macht deutlich, daß das Chlorophyll b und die Carotinoide verstärkt gebildet

oder schwächer abgebaut wurden. SEYBOLD und EGLE (1937), STROTT (1938) und HAGER (1957) bezeichnen das Chlorophyll b aufgrund derselben Beobachtungen als Schattenpigment. Auch EGLE (1944), JEFFREY und GRIFFITH (1947) sowie WOLF und WOLF (1955) berichten darüber, daß das Chlorophyll b sich resistenter gezeigt hat als das viel schneller der Zerstörung anheimfallende Chlorophyll a. Der Primärvorgang des Pigmentabbaues besteht in einer Lockerung oder Loslösung der Chlorophyllmoleküle in ihrem natürlichen Verteilungszustand in den Zellen, bzw. in den Grana in einer engen physikalisch-chemischen Beziehung zu den Proteinen und Lipoiden innerhalb der Plastiden (MENKE 1938, SEYBOLD und EGLE 1940).

Die aufgrund von Lichtmangel verursachte Verringerung des Sproßwachstums kann durch eine direkte Einwirkung erklärt werden, da die Einstrahlung energetisch durch die Flächeneinheit bestimmt wird. Von einer Hemmung des Sproßwachstums berichten auch SHIRLEY (1929), ABERG (1943), NOMOTA und Mitarbeiter (1963) und eine Reihe anderer Autoren bei anderen Versuchspflanzen unter vergleichbaren Versuchsbedingungen. Wachstum und Form des Wurzelsystems werden in unseren Untersuchungen durch Umwelteinflüsse noch stärker verändert, als dies bei oberirdischen Pflanzenteilen der Fall ist. Nicht nur die unmittelbare Umgebung der Wurzel (z.B. Temperatur des Bodens oder Feuchte, KAUSCH 1955, 1959a, 1959b, DILLER 1972) sondern auch indirekte Faktoren wie unterschiedliche Beleuchtungsstärken wirken über den Sproß modifizierend ein. Bei verminderter Beleuchtung des Sprosses wird das Wurzelwachstum gehemmt und die Anzahl sowie die Wachstumsgeschwindigkeit der sproßbürtigen Wurzeln verringert. Die von T. LICHT (1973) erzielten Ergebnisse des Wurzelwachstums bei Alyssum konnten durch die eigenen Versuche an Zea mays somit bestätigt werden.

In der Mangelsituation hat das Primärwurzelwachstum bei unseren Versuchsbedingungen eine stärkere Bedeutung als die sproßbürtigen Wurzeln. Deren Ausbildung erweist sich als empfindlicher Indikator auf den Umweltfaktor: Lichtintensität.

Das gesamte Wurzelsystem wird im Wachstum bei Lichtmangel relativ gegenüber dem Sproß bevorzugt, wie dies durch Sproß-Wurzelverlagerungen des Wachstums und von Stoffwechselprodukten bewiesen wird.

Die deutlichen Wachstumsveränderungen der Wurzel bei Lichtmangel können nach SÖDING dadurch erklärt werden, daß die Wuchsstoffempfindlichkeit des Wurzelgewebes sehr viel höher als die des Sprosses ist. Die normale Wuchsstoffmenge eines Sprosses ist stets unteroptimal, die der Wurzel überoptimal, so daß sich Schwankungen im Stoffwechsel der Wurzel (Zusammenhang Stickstoffstoffwechsel und Wuchsstoffgehalt ist nachgewiesen) deutlicher ausprägen.

Die Pflanze ist zur Aufrechterhaltung ihres Stoffwechsels neben dem Kohlenhydrataufbau und -umbau in besonderem Maße auf stickstoffhaltige Verbindungen angewiesen. Kaum ein anderer Nährstoff wird in ähnlicher Weise umgelagert wie der Stickstoff. Eine Beeinflussung des Pflanzenwachstums durch unterschiedliche Stickstoffgaben im Substrat ist allgemein in der Literatur bekannt.

Wie unsere Ergebnisse über das Wurzelwachstum während der 10tägigen Versuchsdauer, sowie am Versuchsende bestätigen, variiert die Wurzelentwicklung besonders häufig in umgekehrter Relation zur Stickstoffzufuhr (PROBST 1951, BOSEMARK 1954, KÖHNLEIN und VETTER 1953, ORTLEPP 1957 u.a.). Wie BOSEMARK (1954) feststellte, beruht die durch Stickstoffmangel verursachte relativ zum Sproß bessere Wurzelentwicklung auf einem größeren Streckungswachstum der Zellen. Dagegen kann die Hemmung des Wachstums bei einer hohen Stickstoffzufuhr, die auch bei unseren Versuchen deutlich zu beobachten war, durch eine Verringerung der Zellstreckung und der Zellteilungen erklärt werden.

Diese Ergebnisse lassen auf eine Beeinflussung des Hormonsystems der Pflanze durch unterschiedliche Stickstoffangebote im Substrat schließen. Offenbar wird die Vermehrung des natürlichen Auxingehaltes in der Wurzel durch das Stickstoffangebot gefördert. Bestätigt wird diese Deutung durch Arbeiten von

WAGNER und MICHAEL (1971), die einen Zusammenhang zwischen der Wuchsstoffsynthese und dem Stickstofftransport sowie der Stickstoffversorgung beweisen.

Da die Organlänge, die Trockensubstanz und besonders das Frischgewicht problematische Wachstumsgrößen sind, kann das Wachstum zusätzlich noch durch Nucleinsäurengehalte charakterisiert werden. Die Senkung des Nucleinsäurengehaltes verdeutlicht also ein vermindertes Wachstum, wie dies bei den Versuchen mit einem Stickstoffüberangebot gezeigt wurde. Nach BIELKA zeigt die Nucleinsäurenkonzentration (entsprechend Nucleinsäurenstickstoff in unseren Versuchen) keine organspezifischen Gesetzmäßigkeiten, sondern ist im besonderen Maße vom Wachstum und Funktionszustand der Gewebe abhängig. Die Fraktion des Nucleinsäurenstickstoffes verdeutlicht nochmals die Stickstoffabhängigkeit des Wachstums.

Auch die Entwicklung des Sprosses der Maispflanzen wird durch die Stickstoffversorgung signifikant beeinflußt.

Bei zunehmendem Stickstoffangebot in der Nährlösung erhöhte sich bei unseren Versuchspflanzen der Gehalt des in der Photosynthese frei werdenden Sauerstoffes. In der Literatur wird ebenfalls belegt, daß die Stickstoffversorgung - in den meisten Fällen wurden Stickstoffmangelversuche durchgeführt - beträchtliche Auswirkungen auf die Photosyntheseleistung von grünen Pflanzen besitzt. Eine niedrige Stickstoffversorgung hemmt die Kohlendioxidoxidation in den Blättern (LOUSTALOT et al 1950, NEVINS and LOOMIS 1970, BOUMA 1970, BOTTRILL et al 1970, ANDREEVA et al 1971, 1972, OKANENKO et al 1972).

Bei höheren Pflanzen (Gerste) fanden GREGORY und RICHARDS (1929 zitiert. Handb.d.Pfl.phys. Bd. XVI u.a.) wie auch eine Reihe anderer Autoren (BASZYNSKI et al 1974) für Stickstoffmangel eine Tendenz zur Photosyntheseverminderung. In unseren Versuchen konnte ebenfalls eine Verminderung der Photosyntheseaktivität sowohl bei Stickstoffmangel als auch bei Lichtmangel festgestellt werden.

Die Änderungen in der Photosyntheseaktivität werden durch Veränderungen der Chloroplastenultrastruktur begleitet (THOMSON and WEILER 1962, MARINOS 1963, VESK et al 1966, WHATLEY 1971, HALL et al 1972).

Nach einer gewissen Stickstoffmangelzeit werden die Chlorophylle abgebaut oder weniger stark synthetisiert (SCHÜRMANN 1967, BOUMA 1970) und es kommt zur Ausbildung der Mangelchlorosen. In unseren Versuchen konnte gezeigt werden, daß die absolut synthetisierten Pigmentgehalte im Maissproß nur durch eine extrem hohe Stickstoffgabe signifikant verringert wurde. 10tägiges Wachstum in Stickstoffmangellösungen bewirkte noch keine chlorotischen Erscheinungen. Die relativen Pigmentgehalte (γ/g FG und γ/cm^2) wurden bei Stickstoffarmut mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 1 % sogar erhöht.

Diese Aussagen stehen im Widerspruch zu den von LICHTENTHALER und VERBEEK (1973) an Hordeum-keimlingen erzielten Ergebnissen, die eine Hemmung der Chlorophyllsynthese im Stickstoffmangel diskutieren. In ihren speziellen Experimenten steht nach 20tägigem Wachstum ihrer Meinung nach noch kein Stickstoff weder für die Bildung des Prophyrinringes noch für die Bildung von Thylakoidproteinen in ausreichendem Maße zur Verfügung. Somit scheint eine Degeneration und Schädigung der Chloroplastenstruktur und des erforderlichen Enzymgerüstes wahrscheinlich.

In unseren Versuchen waren dagegen die Pflanzen physiologisch noch nicht geschädigt, wie aus den im Ergebnisteil erwähnten Vorversuchen mit nachträglichem Stickstoffangebot eindeutig zu entnehmen ist. Der relativ erhöhte Pigmentgehalt darf somit als physiologische Anpassung an den modifizierten Außenfaktor angesehen werden. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von HALL et al (1972) zeigten bei Untersuchungen der Ultrastruktur von Chloroplasten aus Stickstoffmangelpflanzen (Zea mays), daß die Chloroplastenanzahl und die Ultrastruktur unverändert zu den Kontrollobjekten waren. Gehäuft wurden sogar Granastapel gefunden, in deren Lamellen die Chlorophyllmoleküle lokalisiert sind. Bleibt die Ultrastruktur der Chloroplasten bei Stick-

stoffmangelbedingungen gleich, so muß sich der relative Pigmentgehalt pro g Frischgewicht und pro cm^2 Blattfläche erhöhen. Wie MOTHES et al (1959) und OSBORNE (1962) (zitiert bei WAGNER 1974) zeigen konnten, wird am normalen Blatt der Proteinabbau durch Hormone reguliert. Die Vermutung liegt nahe, daß die diskutierten Ergebnisse der Abhängigkeit von angebotenen Stickstoffgaben mit Aktivierungs- und Synthesevorgängen von Wuchsstoffen gekoppelt sein könnten. Es erscheint deshalb interessant zu untersuchen, in wie weit die Chloroplastenfarbstoffe in Qualität und Quantität durch applizierte Wuchsstoffgaben verändert werden. Auf diese Weise kann die durch unterschiedliche Stickstoffangebote hervorgerufenen Pigmentveränderungen vielleicht erklärt werden.

TIETZ (1972), TIETZ und DÖRFFLING (1969) und SZALAI (1968) berichten von einer Verminderung des Chlorophyll- und Carotinoidgehaltes nach Applizierung von Gibberellinsäure. Durch dieses Wuchshormon wird die Carotinoidsynthese bedeutend stärker gehemmt als die Chlorophyllsynthese (MICHEL-WOLWERTZ und SIRONVAL 1963, LEWIS and COGGINS 1964, DOSTAL u. LEOPOLD 1967). Es liegen somit gleichartige Ergebnisse vor, wie sie durch Stickstoffmangel und Stickstoffüberangebot in der Nährlösung bei der Pigmentsynthese beobachtet wurden.

Der stimulierende Einfluß des Stickstoffes auf das vegetative Wachstum und den Pigmentgehalt muß nicht nur durch direkte Wirkweisen, Stickstoff in seiner Funktion als Baustein von Proteinen und Nucleinsäuren, sondern auch durch Sekundärwirkungen, beispielsweise über den Phytohormonspiegel, erklärt werden.

Bei den einzelnen Pflanzenarten ist der Anteil des in den Wurzeln reduzierten Nitrates unterschiedlich. PATE (1969) berichtet von einer hohen Nitratreduktaseaktivität in der Wurzel von Zea mays. Der Mais beherbergt sein hauptsächliches Nitratreduktase-Enzymsystem in der Wurzel, und nicht wie die meisten höheren Pflanzen im Sproß (BURR et al 1958). Gewöhnlich wird der Stickstoff von der Wurzel aufgenommen und relativ schnell

in die oberirdischen Pflanzenteile über das Xylem (MARTIN 1968) transportiert (MICHAEL et al 1965). Die aus der Photosynthese stammenden Kohlenhydrate können von den Blättern zur Wurzel gelangen, wo sie hauptsächlich als Keto-säuren das Kohlenstoffgerüst der Aminosäuren bilden. Die in den Wurzeln synthetisierten Aminosäuren können dann wiederum in die oberirdischen Pflanzenteile wandern, wobei hauptsächlich die meristematischen Gewebe besondere "Attraktionszentren" für die neugebildeten Aminosäuren darstellen. Der Vorrat an löslichen Stickstoffverbindungen in pflanzlichen Geweben stellt eine Stickstofffraktion dar, die zwischen anorganischem Stickstoff und schwerlöslichem Stickstoff der Makromoleküle (Proteine und Nucleinsäuren) steht und mit diesem zusammen den Gesamtstickstoffgehalt der Pflanzen bildet.

In den dargestellten Versuchen konnte gezeigt werden, daß im Sproß kaum Veränderungen des Gesamtstickstoffgehaltes (mg N/ mg TG) durch das Angebot unterschiedlicher Stickstoffgaben erzielt wurden, daß aber das Wurzelsystem linear mit zunehmendem Angebot relativ mehr Stickstoff aufnimmt. Dies ist ein charakteristisches Merkmal des Stoffwechsels von Zea mays.

Da man bei Stickstoffmangel im Substrat den Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen erhöht findet, kann man annehmen, daß die Assimilation von organischem Stickstoff mit höherer Rate verläuft als der Verbrauch von Aminosäuren für die Proteinsynthese (GREENWOOD et al 1965, MENGEL und HELAL 1970), wie dies etwa bei einem 100 %igem - 180 %igem Stickstoffangebot der Fall ist.

Bei den beiden Extremen des Stickstoffangebotes (Mangel und Überangebot) werden relativ mehr lösliche Stickstoffverbindungen in der Wurzel, bei guter bis ausreichender Versorgung mehr im Sproß analysiert. Das könnte bedeuten, daß bei extremen Nährstoffsituationen der Pool der löslichen Stickstoffverbindungen in der Wurzel ein Regulativ bildet.

Da aber durch steigende Stickstoffangebote der Protein-, Nucleinsäurenstickstoffgehalt in der Wurzel ebenfalls bevorzugt

gefunden wird, muß angenommen werden, daß der gesamte Stoffwechsel bei überhöhtem Stickstoffangebot übermäßig aktiviert ist. Dagegen scheint Stickstoffmangel nur die Nitratreduktion in der Wurzel zu fördern, die Eiweiß- und Nucleinsäurensynthese jedoch zu hemmen. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen kommen WALLACE and PATE (1965) bei Pisum und KOHL u.a. (1974) bei Zea mays durch Untersuchungen der Nitratreduktaseaktivität.

Zu der Fraktion der löslichen Stickstoffverbindungen sind der Gehalt an reduziertem Stickstoff und der Stickstoffgehalt der freien Aminosäuren zu rechnen. In der vorliegenden Arbeit wurde entsprechend der Ammonium- und der Aminosäurenstickstoff bestimmt.

Bei unseren Versuchspflanzen war der Gehalt an Aminosäurenstickstoff bei Stickstoffmangel signifikant erhöht, während ein übermäßiges Angebot den Gehalt stark verringerte. Die Mangelsituation scheint, wie zuvor schon diskutiert, die Reduktion des nur geringfügig angebotenen Stickstoffes und dessen Speicherformen zu intensivieren, einen Abfluß durch die Proteinsynthese aber zu blockieren. Ein Stickstoffüberangebot aktiviert dagegen den Stoffwechsel der Proteine oder blockiert den Aminosäurenaufbau. Dies müßte aber dann eine Anhäufung anderer reduzierter Stickstoffverbindungen zur Folge haben. Da sich der Ammoniumstickstoffgehalt jedoch ebenfalls verringert, wird diese Schlußfolgerung hinfällig.

Das Problem kann durch Stoffverlagerungen innerhalb der Pflanze erklärt werden:
Im Sproß nimmt der Gehalt an Ammoniumstickstoff mit steigendem Stickstoffangebot linear zu, während er sich in der Wurzel bei den beiden Extremstickstoffgaben verringert. Dagegen nimmt der Gehalt an Aminosäurenstickstoff in der Wurzel mit steigendem Angebot linear zu. Bei der Zusammensetzung dieser freien Aminosäuren findet man hauptsächlich in der Wurzel bei Stickstoffarmut Asparaginsäure, Threonin, Lysin und Leucin, während man dort bei einem Ansteigen des Aminosäurengehaltes besonders zahlreich die Amide Asparagin und Glutamin sowie γ-Aminobutter-

säure analysieren kann. Diese letztere Aminosäure ist als weitverbreiteter "Nicht-Proteinbestandteil" bei Pflanzen bekannt (STEWARD and THOMPSON 1954), die durch Decarboxilierung der Glutaminsäure gebildet wird. Interessant erscheint somit, daß mit zunehmendem Stickstoffangebot die "Speicherformen des Stickstoffes", die Amide, bevorzugt aufgebaut werden. Stickstoffmangel ließ in der Wurzel verstärkt Aminosäuren der Asparaginsäurenfamilien vorfinden.

In die Wurzel aufgenommenes Nitrat wird schnell zu Ammoniak reduziert und in Glutaminsäure oder Asparaginsäure eingebaut. In grünen Pflanzen funktioniert die reversible Bildung der Säureamide Glutamin und Asparagin als Ammoniakentgiftung (YONCYAMA and KUMAZAWA 1975, LEWIS and BERRY 1975). Die Pflanze hat so die Möglichkeit, Stickstoff in reduzierter Form zu speichern und zu transportieren (MIFLIN 1970). Durch reduktive Aminierung, Amidbildung oder Transaminierung werden im Stoffwechsel die Aminosäuren synthetisiert. Neben ihrer Funktion als Bausteine der Proteinsynthese dienen die Aminosäuren auch als Speicherungs- oder Transportform für Stickstoff innerhalb der Pflanze, sowie als Stoffwechselzwischenprodukte und als wichtige Bausteine von Coenzymen. Eine hohe Konzentration freier Aminosäuren kann für eine Störung des Proteinstoffwechsels sprechen.

Bei unseren Versuchen deuten viele Ergebnisse daraufhin, daß die Wurzel ein besonderes Attraktionszentrum bei der annormalen Nährstoffsituation: Stickstoffmangel zu sein scheint.

Dagegen konnten im Sproß mit steigendem Stickstoffangebot zanlenmäßig mehr Aminosäuren identifiziert werden: Glutaminsäure, Threonin, Alanin, Arginin und Asparagin. Alanin wie auch die Amide sind dabei Mittler zwischen dem Stickstoff- und dem Kohlenhydratstoffwechsel oder sind an den Krebszyklus gebunden.

Versuche, Korrelationen zwischen den Aminosäuren- und Proteingehalten aufzustellen, sind problematisch, da wie heute bekannt ist, ständig Proteine synthetisiert und hydrolysiert werden.

Anders als WADLEIGH and AYERS (1945) mit ihren Untersuchungen an Bohnenpflanzen zeigen konnten, ist der Proteingehalt von jungen Maispflanzen bei Stickstoffmangel oder Stickstoffüberangebot gegenüber seinen Maximalwerten deutlich verringert. Die maximalen Werte wurden in der Wurzel bei einem 100 %igen und im Sproß bei einem 180 %igen Stickstoffangebot bestimmt.

GREGORY und SEN konnten nachweisen, daß in Stickstoffmangelpflanzen der Proteingehalt in jungen Pflanzenblättern hoch und in älteren gering ist. In Form von löslichen Stickstoffverbindungen wird dabei der Stickstoff zu den aktiven Wachstumszentren (sinks) transportiert. Dort wird er zur Aufrechterhaltung und dem Aufbau von Strukturen verwendet.

Da die schwerlöslichen Makromoleküle (Protein-, Nucleinsäuren-N) ebenfalls bei einem ansteigenden Stickstoffangebot in der Nährlösung zunehmen, scheint im Wurzelsystem eindeutig eine erhöhte Stoffwechselaktivität vorzuliegen. Dagegen hemmt der Stickstoffmangel diese Synthese von Proteinen und Nucleinsäuren, und die löslichen niedermolekularen Stickstoffverbindungen können verstärkt gefunden werden. Dabei beruht die Korrelation zwischen der Atmungsintensität und dem Eiweißgehalt auf der Energieabhängigkeit der Proteinsynthese.

Da ein Keimling in den ersten Tagen mit Hilfe von Reservewuchsstoffen wächst, die in den Samen in aktiver oder inaktiver Form gespeichert sind, so ist zu erwarten, daß, wenn das Endosperm entfernt wird, die Keimlinge ein gehemmtes Wachstum zeigen. Die im Endosperm gespeicherten Kohlenhydrate können nicht zu Mono- oder Oligosaccharide, die Proteine nicht hydrolytisch zu Aminosäuren und die Fette nicht hydrolytisch zu Fettsäuren und Glyzerin abgebaut werden.

Durch die Entfernung des Endosperms wird im besonderen Maße der Stickstoffhaushalt beeinflußt. Trotz der Wachstumsunterschiede wird der Gesamtstickstoffgehalt in Sproß und Wurzel erhöht, wobei relativ mehr Stickstoff in der Wurzel analysiert werden konnte. Alle Stickstofffraktionen der Wurzel sind in den rela-

tiven Vergleichsgrößen für die ohne Endosperm gewachsenen Pflanzen erhöht. Besonders auffallend ist der hohe Proteingehalt in der Wurzel. Lediglich der Nucleinsäurenstickstoff des Sprosses ist auf Grund der Wachstumsverhältnisse für normal gewachsene Maispflanzen größer.

Die Kurvenverläufe der mit und ohne Endosperm gewachsenen Maispflanzen in Abhängigkeit von den 4 angebotenen Stickstoffgaben stimmen bei allen Analysengrößen und einigen morphologischen Wachstumsgrößen nicht überein. Es besteht eine signifikante Wechselwirkung zwischen der Endospermentfernung und dem Stickstoffangebot in der Nährlösung. Das bedeutet aber, daß die Beeinflussung durch die Entfernung des Endosperms nicht als eine nur verstärkte Stickstoffmangelsituation angesehen werden darf, wie dies vordergründig betrachtet, geschehen könnte.

Die Sproß- und Wurzellänge wird jedoch nur insoweit beeinflußt, wie durch die Entfernung des Endosperms ein um einen konstanten Wert verschobener Kurvenverlauf der Stickstoffabhängigkeit bedingt wird. In diesem Fall könnte man von einer verstärkten Stickstoffmangelbedingung sprechen.

Ansonsten muß bei den Veränderungen durch die Entfernung des Endosperms berücksichtigt werden, daß nicht nur Speicher- und Wuchsstoffe dem Keimling genommen werden. Das gesamte physiologisch wirksame Enzymgerüst muß verändert werden.

Die Auswirkung einer Veränderung der einzelnen Stickstofffraktionen wurde schon eingehend diskutiert, so daß die Beeinflussung in einem Modell zusammenfassend dargestellt werden kann.

Das Modell zeigt vereinfacht die wesentlichsten Stoffwechselvorgänge in pflanzlichen Zellen. Sproß und Wurzel sind jeweils als ein Großkompartiment anzusehen. Die rechteckigen Felder zeigen die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Analysenfraktionen. Die Pfeile für die Zu- und Ableitung und die jeweils angebrachten Vorzeichen (+ = fördernder, - = hemmender Einfluß) beschreiben die Massenwirkung. Von der Menge der anwesenden Reaktionsprodukte wird auf die Richtung und das Ausmaß des Umsatzes zurückgeschlossen.

LEGENDE DES ARBEITSMODELLES:

○ Faktor : Stickstoffmangel

○ Faktor : Stickstoffüberangebot

□ Faktor : fehlende Endospermversorgung

□ Faktor : Stickstoffmangel bei fehl.Endospermvers.

△ Faktor : Stickstoffüberangebot bei fehl.E-vers.

\+ : fördernde Wirkung

\- : hemmende Wirkung

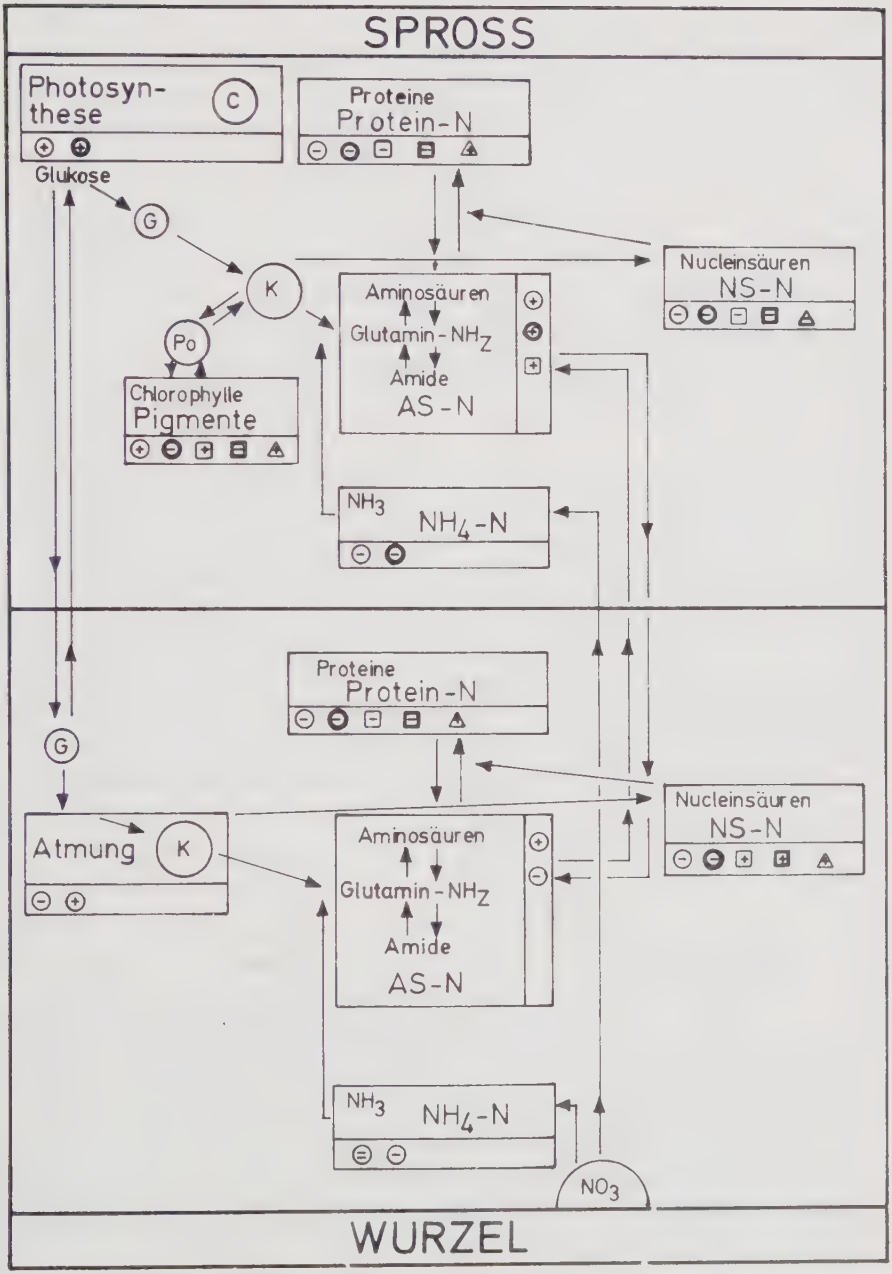
= : keine Wirkung

C = Calvinzyklus

K = Krebszyklus

Po = Porphyrinsynthese

G = Glykolyse


SPROSS
Photosyn-
these
C
Proteine
Protein-N
Glukose
G
K
Po
Chlorophylle
Pigmente
Aminosäuren
Glutamin-NH2
Amide
AS-N
Nucleinsäuren
NS-N
NH3
NH4-N
Proteine
Protein-N
G
Atmung
K
Aminosäuren
Glutamin-NH2
Amide
AS-N
Nucleinsäuren
NS-N
NH3
NH4-N
NO3
WURZEL

Das zusammenfassende Stoffwechselmodell versucht die Auswirkungen der in der vorliegenden Arbeit auf die Versuchspflanzen einwirkenden ökophysiologischen Bedingungen in ihrer Komplexität zu erfassen. Es wurden jeweils Mangel- und Überangebotsituationen mit einer Kontrollgruppe verglichen.

Die äußeren Versuchsbedingungen veränderten teilweise schwerwiegend die stoffwechselphysiologische Situation der Pflanze. Die Mangelsituationen, denen die Maispflanzen ausgesetzt wurden, scheinen einer "Streßsituation" vergleichbar; dennoch muß fraglich bleiben, ob dieser Begriff angebracht ist, da er in der Botanik und der Ökologie speziell noch nicht ausdiskutiert ist.

Das dynamische Stoffwechselgleichgewicht innerhalb der Pflanze und die Einwirkung von Außenfaktoren können erst bei der Verwendung von Tracertechniken mit Hilfe von Isotopen endgültig diskutiert werden. Trotzdem ist es durchaus möglich aus den vorliegenden, modellartigen Stoffwechselzusammenhängen ein Kompartimentmodell aufzustellen. Wird das Modell durch weitere Aussagen über die Geschwindigkeit der Synthese und den Abbau von Proteinen im Wurzel- und Sproßsystem sowie von Transport niedermolekularer, löslicher Stickstoffverbindungen zwischen diesen Pflanzenteilen ergänzt, so können die Stoffwechselverhältnisse und die Wachstumsveränderungen sogar theoretisch berechnet werden.

E. ZUSAMMENFASSUNG

Die Stickstoffverhältnisse und das Wachstum von Sproß und Wurzel 10 Tage alter Maispflanzen wurden untersucht, nachdem sie während des Wachstums unterschiedlich beeinflußt worden waren. Dabei stand die Frage der Beeinflussung durch unterschiedliche Stickstoffangebote in der Nährlösung (0 und 20 %, 100 %, 180 % und 260 % N) im Mittelpunkt der Problematik. Daneben wurde außerdem die Beeinflussung durch unterschiedliche Lichtintensitäten untersucht.

Für alle Versuchsbedingungen wurden morphologische und analytische Größen für das Sproß- und Wurzelsystem der Pflanzen getrennt ermittelt, so daß neben den Aussagen über die beiden Pflanzenteile auch solche über Stoffverlagerungen innerhalb der gesamten Pflanze gemacht werden konnten.

Einfluß unterschiedlicher Lichtintensitäten

Auf Grund theoretischer Überlegungen kann eine Lichtintensität von $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec für eine "normale" pflanzliche Entwicklung ausreichen, während die Werte der beiden schwächer bestrahlten Versuchsgruppen (1,9 und $3{,}2 \cdot 10^3$) eindeutig Mangelbedingungen darstellen.

10 Tage alte Maispflanzen reagieren auf diesen Mangel an Lichtintensität mit vermindertem Wachstum des Sproß- und Wurzelsystems. Erst bei der Einstrahlung "normaler" Lichtintensitäten wird das sproßbürtige Wurzelsystem verstärkt gebildet. In der Mangelsituation hat die Primärwurzel bei den verwendeten Maiskeimlingen relativ gesehen eine größere Bedeutung.

Wie das Wachstum so verhält sich auch der absolute (pro Organ) und der relative (pro mg FG) Pigmentgehalt der Versuchspflanzen. Bei Lichtmangel verringern sich alle Pigmentkomponenten um 20 - 30 %.

Durch schwache Strahlungsintensitäten wird der Gesamtstickstoffgehalt der Maispflanzen nur geringfügig beeinflußt. Die Stickstoffgehalte (pro mg TG) von Sproß und Wurzel sind gegenüber "normal" bestrahlten Pflanzen um 6 - 8 % erhöht.

Einfluß unterschiedlicher Stickstoffangebote

Bei einem 100 %igen Stickstoffangebot (Hoagland-nährlösung) zeigen 10 Tage alte Maispflanzen eine "normale" Entwicklung.

Durch höhere Stickstoffangebote wird das Sproßwachstum relativ gesehen stärker gefördert als das Wurzelwachstum, obwohl die Pflanze in ihren absoluten Wachstumswerten eindeutig gehemmt wird.

Bei diesen Versuchsbedingungen ist ebenso die Photosyntheseaktivität 10 Tage alter Maisprosse erhöht.

Bei Stickstoffarmut wird dagegen die Wurzelentwicklung bevorzugt, obwohl der Sauerstoffverbrauch in der Wurzel in dieser Situation ein Minimum aufweist.

Mit steigendem Stickstoffangebot erhöht sich dieser Sauerstoffverbrauch in der Wurzel.

Ein Mangel an angebotenen, anorganischen Stickstoffverbindungen erhöht absolut gesehen die Pigmentsynthese, während ein Überangebot den Pigmentgehalt sehr gut signifikant verringert.

Ein Zusammenhang zwischen angebotenem und in der Pflanze aufgenommenem und gespeichertem Stickstoff konnte bewiesen werden. Extrem hohe Stickstoffangebote in der Nährlösung senken den Gesamtstickstoffgehalt 10 Tage alter Maispflanzen signifikant. Die Wurzel wird in der Mangelsituation in ihrer Entwicklung relativ gefördert (erhöhter Gesamtstickstoffgehalt pro Organ).

Die Fraktionierung der Gesamtstickstoffgehalte zeigte, daß sich die löslichen Stickstoffverbindungen mit ansteigenden Stickstoffgaben sowohl im Sproß als auch in der Wurzel verringern. Ebenso verkleinert sich der Gehalt an den in Makromolekülen gebundenen Stickstoffverbindungen im Sproß sehr signifikant bei übergroßem Stickstoffangebot.

In der Wurzel erhöht sich die Anzahl dieser Verbindungen (pro mg TG) nahezu linear mit dem Angebot in der Nährlösung, während die löslichen Stickstoffverbindungen bei Stickstoffmangel stark erhöht sind.

Von den löslichen Stickstoffverbindungen wurden der Ammonium- und der Aminosäurenstickstoff bestimmt. Die Abhängigkeit von dem in der Nährlösung angebotenen Stickstoff wird bei der Fraktion des Ammoniumstickstoffes durch eine Optimumkurve (Scheitelpunkt bei 100 - 180 % N) ausgedrückt, während ein Überangebot den Aminosäurenstickstoff sehr signifikant verringert. Diese Ergebnisse wurden in Sproß und Wurzel gleichartig erzielt.

Durch ein zu hohes Stickstoffangebot verringert sich die Zahl der im Sproß identifizierbaren, freien Aminosäuren. In der Wurzel trifft diese Aussage für die Mangelsituation zu.

Ein 180 %iges Stickstoffangebot bewirkt im Sproß einen optimalen Gehalt an Proteinen. Eine Erhöhung oder Verminderung des Stickstoffangebotes in der Nährlösung vermindert den Proteingehalt. In der Wurzel kann man maximale Proteinwerte bei einem 100 %igen Angebot an Stickstoff analysieren. Bei hohen Stickstoffgaben (180 % und 260 % N) wird der Proteingehalt in diesem Pflanzenteil sehr gut signifikant verringert.

Bei der Aminosäurenzusammensetzung dieser Proteine lassen sich im Sproß bei Mangelbedingungen nur Asparaginsäure und Serin identifizieren.

In den Wurzeln sind Glutaminsäure, Serin, Prolin, Valin und Leucin immer in so großen Mengen vorhanden, daß sie aufgetrennt und bestimmt werden konnten. Ihr größtes Vorkommen analysiert man bei einem 100 %igen Stickstoffangebot, bei dem auch der größte Proteingehalt nachgewiesen werden konnte.

Umgekehrt proportional zum Proteingehalt und dem Proteinstickstoff verhält sich die Stickstoffabhängigkeit des Nucleinsäurenstickstoffes. In der Wurzel steigt der Gehalt bei hohem Angebot an, während man im Sproß eine Kurve mit einem Optimum bei 100 %igem Stickstoffangebot findet.

Einfluß der Versorgung durch das Endosperm

Durch das Entfernen des Nährgewebes ist die Pflanze vom Keimlingsstadium an auf die alleinige Versorgung durch die Wurzel angewiesen.

Das Wachstum ohne Endosperm gewachsener Maispflanzen ist deutlich gegenüber "normal" gewachsenen verringert, und der relative Pigmentgehalt und Gesamtstickstoffgehalt (pro mg FG oder TG) erhöht.

Besonders im Wurzelsystem kann man einen erhöhten Gesamtstickstoffgehalt analysieren.

Die Vergrößerung des Gesamtstickstoffgehaltes beruht auf einer Erhöhung des Gehaltes an löslichen Stickstoffverbindungen im Sproß und der Protein-, Nucleinsäurenstickstoffgehalte in der Wurzel, wobei die Proteingehalte den größten Anteil ausmachen.

Bei einigen Wachstumsgrößen veränderte sich die Stickstoffabhängigkeit durch die Entfernung des Endosperms nur in soweit, als daß allgemein geringere Werte bestimmt werden konnten. Bei den übrigen Wachstums- und Analysengrößen bewirkte die fehlende Versorgung durch das Endosperm eine Veränderung der Stickstoffabhängigkeit.

Für nahezu alle ermittelten Größen zeigt die Stickstoffabhängigkeit einen Optimumverlauf mit maximalen Werten bei 100 % oder 180 %igem Stickstoffangebot in der Nährlösung. Eine Verringerung oder Erhöhung der Stickstoffgaben vermindert die Werte.

Die Pigmentgehalte nehmen linear mit zunehmendem Stickstoffangebot ab. Die Abhängigkeit vom angebotenen Stickstoff ist für den Gesamtstickstoffgehalt der Sprosse ausgeprägter als für die Wurzeln. Die löslichen Stickstoffverbindungen haben bei der Verwendung der Vollnährlösung einen Minimalwert, die Protein-, Nucleinsäurengehalte ein Maximum.

Die Erhöhung oder Verminderung der Stickstoffgaben verändert die Stickstoffgehalte in umgekehrter Relation.

Einfluß der Art des Substrates

Durch die Verwendung einer festen Bodenphase (Vermiculit-Nährlösungskultur) wird besonders das Wurzelwachstum beeinflußt. Sproßbürtige Wurzeln werden regelmäßig ausgebildet.

Die Streuung aller Ergebnisse ist für die in Vermiculit gewachsenen Maispflanzen größer, während Wasserkulturpflanzen deutlich kleinere Standardabweichungen der einzelnen Werte aufzeigen.

Durch die Entfernung des Endosperms wird das Wachstum bei beiden verwendeten Substratarten verringert, der relative Gesamtstickstoffgehalt jedoch erhöht.

Der stimulierende Einfluß des Stickstoffes auf das vegetative Wachstum und den Pigmentgehalt kann nicht nur durch direkte Wirkweisen (N als Baustein von Proteinen und Nucleinsäuren) sondern auch durch Sekundärwirkungen (Phytohormonspiegel) erklärt werden.

Der Pool der löslichen Stickstoffverbindungen bildet in der Wurzel bei extremen Stickstoffangeboten (20 % und 260 % N) ein Regulativ.

Bei Stickstoffmangel wird die Nitratreduktion in der Wurzel gefördert, die Protein- und Nucleinsäurensynthese jedoch gehemmt. Mit steigendem Stickstoffangebot werden die "Speicherformen des Stickstoffes", die Amide, bevorzugt aufgebaut.

Abschließend wird versucht, die erzielten Ergebnisse in einem Schema des Stoffwechselgeschehens und des Pflanzenwachstums zu verarbeiten, um mögliche, physiologische Ursachenkomplexe einer direkten oder indirekten Beeinflussung der genetisch fixierten Reaktionsnorm von jungen Maispflanzen aufzuzeigen.

SUMMARY

In its natural habitat each plant is a member of the biosphere and stands in a complex balance with its environment. The genetic information of each plant determines the form of reaction in the field of ontogenesis. The actual process of this ontogenesis within its norm of reaction will be influenced by changing environmental factors. A modern "aut-ecology" has to find out, how environmental and endogene factors influence one another in complicated manner. Plants will react normally in growth and metabolism so long, as each of the numerous environmental factors is presented in an optimal manner. If, however temperature, light, humidity or nutrition are provided only

in minimal degree, plants will respond to this abnormal situation in various ways.

In this thesis nitrogen fractions and the growth of 10-day-old maize plants have been studied, that were disposed to several influences during their growth. The question of influence of various nitrogen nutritions (0 and 20 %, 100 %, 180 % and 260 % nitrogen) was of main interest. Also, the influence of varying light intensity was studied.

In all these experiments morphological and analytical dates were determined separatly for shoot- and root-system. In this way one can make definite statements about the shift of biochemical substances in the whole plant.

Influence of various light intensity

As a result of theoretical considerations we can say that a light intensity of $3{,}1 \cdot 10^4$ erg/cm^2·sec is adequate for normal plant growth, while the dates of those plants, that have been given less radiation ($1{,}9 \cdot 10^3$ and $3{,}2 \cdot 10^3$ erg/cm^2·sec) represent, without doubt, insufficent conditions.

10-day-old maize plants react on this lack of light intensity with diminished growth of the shoot- and root-system. Secondary roots (sproßbürtige Wurzeln) will grow only under "normal" light intensities. If a plant is not given enough radiation the primary root of young maize plants is of relatively greater importance by an intensified growth of the plant (length and weight).

In the experimental plants, used in the experiments, the absolute (per organ) as well as the relative (per mg FG) amounts of pigments depend on the dose of radiation. Under the influence of a shortage of radiation all pigments are diminished by 20 - 30 %.

The whole nitrogen content of maize plants is only insignificantly influenced by smaller light intensities. In the shoot

and root of these plants the amount of nitrogen (per mg TG) is increased by about 6 - 8 %.

Influence of varying supply of nitrogen

If 10-day-old maize plants are given a 100 % supply of nitrogen in "Hoagland-nutritive broth", they develop normally. A higher supply of nitrogen leads to a relatively more intense growth of the shoots, although the plants as a whole are stopped in their growth. Under these experimental conditions the activity of photosynthesis is increased as well.

The development of the roots, however, is advanced under the lack of nitrogen, though the consumption of oxygen in the root is minimal under these conditions. With an increasing supply of nitrogen in the nutritive broth the consumption of oxygen increases too.

A lack of inorganic nitrogen compounds increases the synthesis of pigments in absolute terms, while an excessive supply of nitrogen very significantly diminishes the amount of pigments.

By our experiments we are able to prove the connexion between the nitrogen, that is stored in the plant and that which is supplied. Extremly high supplies of nitrogen in the nutritive broth diminish the total nitrogen content significantly in 10-day-old maize plants. If not enough nitrogen is supplied, the root will be relatively advanced in its development (increased amount of total nitrogen content per organ).

The fractionation of the total nitrogen-content has shown that soluble nitrogen compounds diminish with increasing supply of nitrogen in the shoots as well as the roots. In the same way the amount of nitrogen in the macromolecules (proteins and nucleic acids) is very significantly diminished by an extremely high supply of nitrogen in the shoot.

In the root-system these nitrogen compounds are increased at an almost linear ratio to the supply of nitrogen in the nutritive

broth, while the soluble nitrogen is extremely increased by a lack of nitrogen.

The nitrogen of ammonium and amino acids was analysed from the soluble nitrogen fraction. The dependence on the offered nitrogen is expressed by an optimum-curve (peak at 100 % - 180 % nitrogen) for the ammonium-nitrogen, while an excessive supply diminishes very significantly the nitrogen of the amino acids. These results apply to the shoots as well as roots.

The number of the "uncombined amino acids", which could be identified in the shoots, diminishes by an extremely high supply of nitrogen. This result is also true of the root-system whenever too little nitrogen is supplied.

A supply of 180 % nitrogen effects an optimal content of proteins in the shoots. An increase or reduction of nitrogen-supplies in the nutritive broth reduces the amount of proteins. In the roots you can find maximal amounts of proteins when the plant is given 100 % nitrogen. By high supplies of nitrogen however (180 % and 260 % nitrogen) the amount of proteins will be diminished very significantly in these parts of the plant. In the composition of the amino acids of these proteins only aspartic acid and serine could be identified in the shoot under lacking conditions.

In the root-system glutamic acid, serine, proline, valine and leucine are always to be found in a high amount, so that they could be filtered out and be identified. Their greatest amount was analysed at a supply of 100 % nitrogen, where also the greatest amount of proteins was found.

In contrast to the amount of proteins and to the amount of nitrogen in proteins the dependence on nitrogen is proportional to the nucleic acids. In the root the amount increases with high supplies, while for the shoot the graph shows a curve with a peak at a supply of 100 % nitrogen.

Influence of the supply by the endosperm

When the endosperm is removed, the plant depends on the supply through the root from the phase of germinating on.

The growth of maize plants growing without endosperm is significantly diminished in contrast to "normal" growing ones, and the relative amount of pigments and the total amount of nitrogen is increased. Particularly in the root-system you can find a larger total nitrogen content.

The increase in the total nitrogen content is based on an increase of the amount of soluble nitrogen in the shoot and on the amount of "protein-, nucleic acid-nitrogen" in the roots with the proteins forming the greater part of it. With some dates of growth the dependence on nitrogen changed after the endosperm had been removed of only in so far, as in each case smaller dates were determined. In this case it is possible, that the removing of endosperm increases the lack of nutritive elements, such as nitrogen. At the other dates of growth and analysis the missing supply by the endosperm effects a significant change of the dependence on nitrogen. The curves of maize plants growing with or without endosperm are not the same.

For nearly all fixed dates the dependence on nitrogen shows an optimum-curve with a maximal result at a supply of 100 % or 180 % nitrogen in the nutritive broth. A lack of or an increase in nitrogen doses diminishes the results.

The amounts of pigments become smaller at a linear ratio to increasing supply of nitrogen. The dependence on the supplied nitrogen is more visible with regard to the total nitrogen content of the shoots than that of the roots. Soluble nitrogen has a minimum at a supply of 100 % nitrogen; "protein-, nucleic acid-nitrogen" has a maximum under the same conditions.

The increase or reduction of nitrogen doses charges the amounts of nitrogen in inverse ratio.

Influence of the kind of substrats

By the use of a solid soil class (Vermiculit-nutritive broth) especially the growth of the root is influenced. And, as rule secondary (sproßbürtige) roots begin to grow as well. The variance of all results is greater for those maize plants growing in "vermiculit", while plants that have been grown by means of hydroponics have significantly smaller standard deviations of the individual dates. After the removal of the endosperm the growth of the plants is diminished on both kinds of soil. However, the relative amount of nitrogen is increased.

Finally the importance of various "eco-physiological" conditions on growth and nitrogen fractions of young plants are discussed and compared with the findings of the literature.

The stimulating influence of nitrogen on the vegetative growth and the amount of pigments can not only be explained by direct effects (nitrogen as part of proteins and nucleic acids). Secondary effects too have to be taken into consideration (phytohormons).

The pool of soluble nitrogen forms a regulator in the root for extreme supply of nitrogen (lack and excessive supply). As a result of a lack of nitrogen the reduction of nitrate is advanced in the root, the synthesis of proteins and nucleic acids is stopped however. With increasing dosis of nitrogen the "storage forms" of nitrogen, the amides, will be built up to a larger degree.

Finally we try to sum up the results of this thesis in a scheme that shows the influence of varying environmental conditions on metabolism and growth of plants. In this way the physiological causes of a direct or indirect influence become obvious.

F. LITERATURVERZEICHNIS

Andreeva, T.F. et al	Effect of nitrogen nutrition of plants on structure and function of the photosynthetic apparatus. Plant Physiol. 18, S. 701 (1971), Plant Physiol. 19, S. 265 (1972).
Arnon, O.J.	Copper enzymes in isolated chloroplasts. Plant Physiol. 35, S. 35 (1949).
Barbat, I. und Puja, I.	Der Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung des Maises. Int.Z.Landwirtsch., S. 105 (1957).
Bauer, A.	Die Konstanz des Chlorophyllgehaltes im Laufe eines Tages. Planta 51, S. 84 (1958).
Baumeister, W.	Über den Einfluß des N auf die Photosynthese und Atmung sowie auf die Pigmentausbildung beim Sommerweizen. Köln, 1957.
Baszynski, T. et al	The effect of nitrogen deficiency on some aspects of photosynthesis in maize leaves. Z.Pfl.Physiol. 74, S. 200 (1974).
Bonner, J. und Galston, A.W.	Principles of plant physiology. San Francisco, 1952.
Bosemark, N.O.	The influence of nitrogen on root development. Physiol.Plantarum, Copenh. 7, S. 497 (1954).
Bottrill, D.E. et al	The effect of nutrient deficiencies of photosynthesis and respiration. Plant a. Soil 32, S. 424 (1970).
Bouma, D.	Effects of nitrogen nutrition and leaf expansion and photosynthesis. Ann. of Botany 34, S. 1131 (1970).
Bouma, D. and Dowling, E.	The physiological assessment of the nutrient status of plants. Aust.J.agric.Res. 17, S. 647 (1966).
Brouwer, R.	Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelwachstum. Angew.Botanik 151, S. 244 (1967).

Brown, J.S.	Forms of chlorophyll in vivo. Ann.Rew. of Pl.Phys. 23, S. 73 (1946).
Burr, G.O. et al	The circulatory system of the sugar-cane plant. (...) Radioisotop. in scientific Res. 4, S. 351 (1958).
Burström, H.	Die Lichtabhängigkeit der Nitrat-assimilation des Blattes. Naturw. 30, S. 645 (1942).
Chibnall, H.	Protein metabolism in the plant. Jale, 1939
Comar, C.L.	Analysis of plant extracts for chlorophylls a and b by a photoelectric spectrophotometric method. Plant Physiol. 17, S. 198 (1942).
Diller, A.	Die Entwicklung junger Maiswurzeln bei unterschiedlicher Bodenfeuchtigkeit. Bonn Diss. 1972.
Dostal und Leopold	Gibberellin delays ripening of tomatoes. Science 158, S. 1579 (1967).
Egle, K.	Untersuchungen über die Resistenz der Plastidenfarbstoffe. Bot.Archiv 45, S. 93 (1944).
Gabrielsen, E.K.	Beleuchtungsstärke und Photosynthese. in: Handb.d.Pflanzenphys. Bd. V 2 S. 27 (1960).
Gassner, G. und Goeze, G.	Assimilationsverhalten, Chlorophyll-gehalt und Transpirationsgröße von Getreideblättern. Z.Bot. 27, S. 257 (1934).
Giesecke, L.	Der Vegetationsversuch. Berlin, 1954.
Grahl, H.	Untersuchungen zur Photosynthese von experimentell induzierten Licht- und Schattentypen von Sinapis alba. Z.f.Pflanzenphys. 67, S. 443 (1972).
Granick, S.	Biosynthesis of chlorophyll and related pigments. Ann.Rev. of Plantphys. 2, S. 115 (1951).

Greenwood, E.A. et al	The measurement of nitrogen deficiency in grass swards. Plant a. Soil 23, S. 97 (1965).
Habben, B.	Einfluß der Stickstoff- und Kaliumdüngung auf Ertrag und Qualität der Möhre. Landw.Forschung 26, H. 2 (1973).
Hager, A.	Über den Einfluß klimatischer Faktoren auf den Blattfarbstoffgehalt höh. Pflanzen. Planta 49, S. 524 (1957).
Hais, I.M. und Macek, K.	Handbuch der Papierchromatographie. Jena, 1958.
Hall, J.D. et al	The ultrastructure of chloroplasts in mineral-deficient meize leaves. Plant Physiol. 50, S. 404 (1972).
Hellriegel, G.	Die Methode der Sandkultur. Arb.dtsch.landw.Ges. 34, S. 7 (1898).
Hoffer, G.N. and Krantz, B.A.	Hunger signs in crops. Washington, 1949.
Holm, G.	Chlorophyllmutations in barley. Acta Agricult.Scand. 4, S. 457 (1954).
Jeffrey and Griffith	Changes in the chlorophyll and carotene contents of curing burley tobacco cut at different stages of maturity. Plant Physiol. 22, S. 34 (1947).
Kausch, W.	Der Einfluß von edaphischen und klimatischen Faktoren auf die Ausbildung des Wurzelwuchs der Pflanzen. Habilitationsschrift, Darmstadt, 1959.
Kausch, W.	Die Primärwurzel von Zea mays L. Planta 73, S. 328 (1966).
Kausch, W. und Ehrig, H.	Beziehungen zwischen Transpiration und Wurzelwerk. Planta 53, S. 434 (1959).

Keller, Th. und Koch, W.	Über den Einfluß der Mineralstoffernährung auf CO_2-Gaswechsel und Blattpigmentgehalt der Pappel. 1. Teil: Stickstoff. Mittlg.d.Schweiz.Anstalt f.d.forstl. Vers. Bd. 38 (1962).
Keyssner, E. und Tauböck, K.	Die Stickstoffbilanz. in: G. Klein: Handbuch der Pflanzenanalyse Bd. IV/2, S. 1345 (1933).
Klein, Jäger und Steubing	Einfluß der Schwefel- und Stickstoffversorgung auf die SO_2-Empflindlichkeit von Pisum sativum. Angew.Botanik 48, S. 1 (1974).
Kleinzeller	Manometrische Methoden und ihre Anwendung in der Biologie und Biochemie. Jena, 1965.
Kleschnin, A.F.	Die Pflanze und das Licht. Berlin, 1960.
Köhnlein, J. und Vetter, H.	Ernterückstände und Wurzelbild. Hamburg, 1953.
Kohl, J.G. u.a.	Der Einfluß exogener Nitratkonzentration auf Nitratreduktaseaktivität. B.P.P. 165, S. 123 (1974).
Lewis, O.A. and Berry, M.J.	Glutamine as a major acceptor of reduced nitrogen in leaves. Planta 125, S. 77 (1975).
Lewis and Coggins	The inhibition of carotinoid accumulation. Plant a. Cell Phys. 5 (1964).
Licht, T.	Der Einfluß von Licht und Temperatur auf die Ausbildung des Wurzelsystems von Alyssum montanum L. s.str. Beitr.Biol.Pflanzen 49, S. 339 (1973).
Lichtenthaler, H.K. und Verbeek, L.	Die Hemmung der Carotinoidsynthese im Stickstoffmangel. Planta 112, Nr. 3, S. 265 (1973).
Lieth, G.	Die Stoffproduktion der Pflanzendecke. Stuttgart, 1962.

Loustalot, A.J. et al — The effect of nitrogen and potassium levels in tung seedlings on growth, apparent photosynthesis and carbohydrate composition. Plant Physiol. 25, S. 394 (1950).

Marinos, N.G. — Studies on submicroscopic aspects of mineral deficiencies. Amer.J.Bot. 50, S. 998 (1963).

Martin, P. — Untersuchungen mit ^{15}N zur Wanderung von Stickstoff in der Pflanze. Lübeck, 1968.

Mengel, K. und Helal, M. — The effect of increasing nitrogen supply on the composition of the soluble ancino fraction and yield of spring wheat. Leeds, 1970.

Menke, W. — Untersuchungen über das Protoplasma grüner Pflanzenzellen III. Z.physiol.Chem. 263, S. 100 (1938).

Michael, G. et al — Aufnahme von Ammonium- und Nitratstickstoff aus markiertem Ammoniumnitrat und deren Verteilung in der Pflanze. Z.Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde 110, S. 225 (1965).

Michel-Wolwertz und Sironval — Chlorophyll Metabolism. St. Trond, 1963.

Miflin, B.J. — Nitrite and nitrate reductase system in barley roots. Rev.roum.Biochim. 7, 53 (1970).

Minotti, P. et al — Nitrate uptake by wheat as influenced by ammonium and other cations. Crop.Sci. 9, S. 9 (1969).

Munding, L. — Untersuchungen zur Frage der Strahlenresistenz des Chlorophylls in den Chloroplasten. Protoplasma 41, S. 212 (1952).

Nevins, D.J. and Loomis, R.S. — Nitrogen nutrition and photosynthesis in sugar beet. Crop.Science 10, S. 21 (1970).

Nürnbergk, E.L.	Kunstlicht und Pflanzenkultur. München, 1961.
Okanenko, A.S. et al	Effect of dificiency of K, P and N on gas exchange in sugar beet leaves. Plant Physiol. 19, S. 1132 (1972).
Ortlepp, H.	Studien über die Wirkung von Wachstumsfaktoren auf den Wurzelertrag. Kühn-Archiv 71, S. 553 (1957).
Pate, J.S.	The movement of nitrogenous solutes in plants. Sofia, 1969.
Peach, K.	Über die Regulation des Eiweißumsatzes und über den Zustand der proteolytischen Fermente in den Pflanzen. Leipzig Diss., 1935.
Peach, K. und Tracey, M.	Moderne Methoden der Pflanzenanalyse Bd. IV. Berlin, 1956.
Probst, O.	Einfluß des Stickstoffs auf die Pflanzenentwicklung. Bonn Diss., 1951.
Rabinowitch, E.	Photosynthesis and related processes Vol. II. New York, 1951.
Ruge, U.	Die lichtphysiol. Grundlagen der Pflanzenbeleuchtung. Angew.Bot. 32, S. 208 (1959).
Ruhland, W.	Die mineralische Ernährung der Pflanze. in: Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd. IV. Berlin, 1958.
Schmitz, M.	Die Stoffakkumulation bei Sonnen- und Schattenzweigen der Blutbuche. Bonn Diss., 1975.
Schöch und Kramer	Korrelation von Merkmalen der C_4-Photosynthese bei Vertretern verschi dener Ordnungen der Angiospermen. Planta 101, S. 51 (1971).
Schropp. W.	Der Vegetationsversuch. Berlin, 1951.

Schürmann, P.	Einfluß von Mineralsalzmangel auf die Chlorophyllbildung und das Verhältnis der Chlorophylle a und b in Grünalgen. Ber.Dtsch.Bot.Ges. 84, S. 595 (1967).
Seybold, A.	Über die physiol. Bedeutung der Chlorophyllkonzentrationen a und b. Bot.Archiv 42, S. 254 (1941).
Seybold, A. und Egle, K.	Lichtfeld und Blattfarbstoffe I. Planta 26, S. 491 (1937).
Seybold, A. und Egle, K.	Über den physikalischen Zustand des Chlorophylls in den Plastiden. Bot.Archiv 41, S. 578 (1940).
Shirley, H.	The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. Am.J. of Bot. 16, S. 354 (1929).
Simonis, W.	Der Einfluß verschiedenfarbigen Anzuchtlichtes auf die CO_2-Assimilation und den Farbstoffgehalt von Helodea canadensis. Planta 29, S. 129 (1938).
Steward and Thompson	Amino-acids in plants. Nature 171 (1954).
Stout and Overstreet	Soil chemistry in relation to inorganic nutrition of plants. Amual Rev.Plant Physiol. 1 (1950).
Street, A.	Nitrogen metabolism of higher plants. in: Advances in Enzymology. New York, 1949.
Strott, A.	Der Einfluß der Umweltbedingungen auf die Ausbildung der Chloroplastenfarbstoffe. Jahrb.wiss.Bot. 86, S. 1 (1938).
Szalai, B.	Gibberellinsäure und Chlorophyllgehalt des Blattes von Phaseolus vulgaris. Planta 83, S. 161 (1968).
Thomson, W.W. and Weier, T.E.	The fine structure of chloroplasts from mineral-deficient leaves of Phaseolus vulgaris. Amer.J.Bot. 49, S. 1047 (1962).

Thurston, J.	A comparativ study of the growth of wild oats and of cultivated cereals with varied nitrogen supply. Ann.appl.Biol. 47, S. 716 (1959).
Tietz, A.	Influence of the culture method on the phytohormone excretion of pea roots. B.P.P. 167, S. 371 (1975).
Tietz, A.	Die Wirkung von Gibberellinsäure und Abscisinsäure auf den Gehalt an Chloroplastenfarbstoffen bei Erbsenkeimlingen. in: B.P.P. Bd. 165, S. 233 (1972).
Tietz, A. und Dörffling, G.	Veränderungen im Gehalt von Abscisinsäure und Indol-3-essigsäure sowie der Chloroplastenfarbstoffe in Pisumkeimlingen durch Gibberellinsäure. Planta 85, S. 118 (1969).
Treshow, A.	Environment and plant response. New York, 1970.
Vesk et al	The effect of mineral nutrient deficiences on the structure of the leaf cells of tomato, spinach, and maize. Anst.J.Bot. 14, S. 1 (1966).
Wadleigh and Ayers	Proteingehalt bei Bohnenpflanzen. Plant Physiol. 20, S. 106 (1945).
Wagner, F.	Der Einfluß von Kinetin auf die Eiweißsynthese in reifenden Gerstenkörner. Angew.Bot. 48, S. 175 (1974).
Wagner, F. und Michael, G.	Der Einfluß unterschiedlicher Stickstoffversorgung auf die Cytokininbildung. B.P.P. 112, S. 147 (1971).
Wallace, W. and Pate, J.S.	Nitrate reductase in the field pea (Pisum arvense L.). Ann.Bot. 29, S. 655 (1965).
Warncke, D.D. and Barber, S.A.	Beeinflussung der NH_4- und NO_3-Aufnahme von Mais durch N-Konzentration. Agron.J. 65, S. 950 (1973).
Weber, E.	Grundriß der biologischen Statistik. Stuttgart, 1967.

Whatley, F.R.	Ultrastructural chauges in chloroplasts of phaseolus vulgaris during development under conditions of nutrient deficiency. New Phytol. 70, S. 725 (1971).
Wild, A. und Müllenbeck, E.	Untersuchung zur Photosyntheseleistung von Zea mays nach Anzucht unter verschiedenen Lichtintensitäten. Z.Pfl.physiol. 70, S. 235 (1973).
Willstätter, R. und Stoll, A.	Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin, 1913.
Wolf und Wolf	The chlorophyll content of certain fluecured and turkish tobacco varieties. Agron.J. 47 (1955).
Woodstock und Grable	Relationships between seed respiration during imbilution and subsequent seedling growth in Zea mays. Plant Physiol. 42, 2, S. 1071 (1967).
Yoncyama, T. and Kumazawa, K.	A kinetic study of the assimilation of ^{15}N-labelled nitrate in rice seedlings. Plant a. Cell Physiol. 16, S. 21 (1975).
Gottschalk, W. und Müller, F.	Quantitative Pigmentuntersuchungen an strahleninduzierten Chlorophyllmutanten von Pisum sativum. Planta 61, S. 259 (1964).

Für die Überlassung der Arbeit und für seine Unterstützung durch viele wertvolle Hinweise möchte ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. W. Kausch meinen herzlichen Dank aussprechen.

Herrn Prof. Dr. W. Franke sei herzlich gedankt für den zur Verfügung gestellten Arbeitsplatz im Institut für Landwirtschaftliche Botanik.

Für die Übernahme des Korreferates bin ich Herrn Prof. Dr. W. Gottschalk zu großem Dank verpflichtet.

Weiterhin danke ich Herrn Prof. Dr. Koßwig für die Beratung und Hilfe bei der statistischen Auswertung, die teilweise mit Hilfe von Rechenprogrammen im Hochschulrechenzentrum der Universität Bonn erfolgte.

Lebenslauf

Als zweites Kind des Werkmeisters Oskar Strobelt und seiner Ehefrau Marie Strobelt, geborene Günther, wurde ich am 8.9.1947 in Jülich geboren und evangelisch getauft.

Ostern 1954 wurde ich in die evangelische Volksschule zu Jülich eingeschult. Von Ostern 1958 an besuchte ich das staatliche Gymnasium in Jülich, an dem ich am 3.11. 1966 mein Abitur ablegte. Vom 3.1.1967 bis zum 6.4.1968 habe ich in Koblenz bei den schweren Pionieren meinen 15monatigen Grundwehrdienst abgeleistet.

Im Sommersemester 1968 habe ich mein Studium in Tübingen begonnen. Seit dem Sommersemester 1969 habe ich an der Universität Bonn Biologie und Leibeserziehung mit dem Studienziel des Lehramtes an höheren Schulen studiert. Am 6.6.1973 legte ich die Erste Philologische Staatsprüfung im Fach Biologie ab, am 2.2.1974 die Erweiterungsprüfung im Fach Leibeserziehung.

Aufbauend auf den Ergebnissen meiner experimentellen Staatsexamensarbeit begann ich im Herbst 1973 mit der Anfertigung der vorliegenden Arbeit.

Seit 1973 arbeitete ich an der Universität Bonn sowohl im Institut für Leibeserziehung wie auch im Institut für landwirtschaftliche Botanik zuerst als studentische später als wissenschaftliche Hilfskraft.

A B K Ü R Z U N G E N

In der vorliegenden Arbeit wurden folgende Abkürzungen verwendet:

FG	= Frischgewicht
TG	= Trockengewicht
E	= Endosperm
N	= Stickstoff
NH_4	= Ammonium
AS	= Aminosäuren
Nu	= Nucleinsäuren
TCE	= Trichloressigsäure
Chl	= Chlorophyll
Car	= Carotinoide
MQ	= Mittleres Abweichungsquadrat
R	= Versuchsfehler
l q c	= linear, quadratisch, cubisch
WW	= Wechselwirkung

Die Aussagen über die Signifikanz beruht auf folgenden Vertrauensgrenzen:

	in Tabellen verw. Symbole
F < 5 % = nicht signifikant	-
F > 5 % = signifikant	x
F > 1 % = gut signifikant	xx
F > 0,5 % = sehr gut signifikant	xxx